SHOUT
SHARE
IT

1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 245	25 S., 3 Taf., 2 Abb.	Stuttgart, 15. 12. 1997

Über *Oecoptychius subrefractus* (Buckman), *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) und *Polysphinctites secundus* (Wetzel) (Ammonoidea) aus dem Unter-Bathonium (Mittlerer Jura) der Oberpfalz (Nordost-Bayern, Süddeutschland)

On Oecoptychius subrefractus (Buckman), *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) and *Polysphinctites secundus* (Wetzel) (Ammonoidea) from the Lower Bathonian (Middle Jurassic) of the Oberpfalz area (NE-Bavaria, Germany)

Von Volker Dietze, Riesbürg, Thomas Krieger, Nabburg, und Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 3 Tafeln und 2 Abbildungen

Abstract

The complex stratigraphy of a condensed and partly reworked new section of the Lower and Middle Bathonian is reported from the Oberpfalz area (NE Bavaria). It yielded about 20 specimens of *Oecoptychius subrefractus* (Buckman) from the Macrescens Subzone (Zigzag Zone), some of them preserved with the elaborate peristome, and vast numbers of *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) together with its microconch counterpart *Polysphinctites secundus* (Wetzel) of the Tenuiplicatus Subzone (Zigzag Zone).

Zusammenfassung

Aus der Oberpfalz wird ein kompliziert aufgebautes kondensiertes neues Profil des Unter- und Mittel-Bathoniums mit Aufarbeitungsprozessen beschrieben. Als Besonderheit wurden etwa 20 teilweise komplett erhaltene Exemplare von *Oecoptychius subrefractus* (Buckman) aus der Macrescens-Subzone (Zigzag-Zone) und Massenanreicherungen der Art *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) zusammen mit ihrem mikroconchen Partner *Polysphinctites secundus* (Wetzel) aus der Tenuiplicatus-Subzone (Zigzag-Zone) gefunden.

SMITHSONIAN
JUN 03 1998

1. Einleitung

Im Jahre 1995 entdeckten Amateursammler aus dem Raum Weiden/Oberpfalz einen kleinen Aufschluß in einem Waldstück nahe dem Weiler Hartenricht bei Schwandorf in der Oberpfalz (Abb. 1). Die Fundstelle befindet sich nur wenige Kilometer südwestlich der von Arkell (1951) beschriebenen geringmächtigen Bathonium-Aufschlüsse am „Holzberg“ und „Weinberg“. Aufgrund der örtlichen Verhältnisse konnten die Schichten nur kleinflächig auf wenige Quadratmeter aufgegraben und untersucht werden. Dabei wurde zum erstenmal ein Profil im höheren Unter- bis Mittel-Bathonium der Oberpfalz detailliert aufgenommen und dessen reiche Fossilführung dokumentiert. Besonders bemerkenswert sind Massenanreicherungen von Ammoniten der Morphoceraten-Gattungen *Asphinctites* und *Polysphinctites*, die erstmals einen Überblick über deren beachtliche innerartliche Variabilität ergeben. Außerdem konnten etwa 20 Exemplare der ansonsten im Unter-Bathonium extrem seltenen Art *Oecoptychius subrefractus* (Buckman) geborgen werden. Ergänzend zu den von Dietl (1986) veröffentlichten Ergebnissen anhand von unvollständig erhaltenen Einzelfunden aus dem Schwäbischen Jura und dem Wutachgebiet gestatten diese Neufunde jetzt erstmals eine komplette Beschreibung der Ontogenese, Ausbildung der Mündung und der Variationsbreite dieser Art. Auch Dietls Angaben zum Fundniveau und dessen chronostratigraphische Einstufung können ergänzt werden. Die Fundumstände des von Dietl bearbeiteten Materials ließen bisher keine exakteren Angaben zum Fundniveau zu als jüngere Zigzag-Zone (Macrescens- oder Tenuiplicatus-Subzone).

Einen ersten Hinweis auf lokale Anreicherungen von „Morphoceraten“ in der Oberpfalz gab bereits Dorn (1939: 247). Er berichtete von der nur wenige Kilometer von Hartenricht entfernten Lokalität Münchshofen über den Fund eines kleinen Blockes aus einem braunen, oolithischen Mergelkalk, der ganz erfüllt mit 1–2, seltener bis 4 cm großen Exemplaren von Morphoceraten gewesen sei. Allerdings gelang es Dorn damals trotz umfangreichen Nachgrabens nicht, unter der mächtigen Hangschuttbedeckung anstehendes Material aufzudecken. Erst Arkell (1951) veröffentlichte dann wieder Ammonitenfunde aus dem Unter- und Mittel-Bathonium

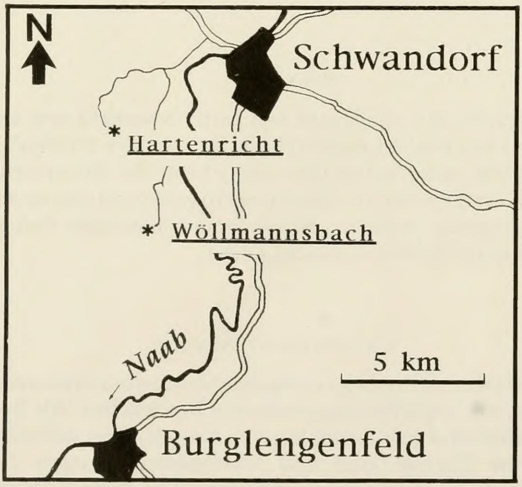


Abb. 1. Lage der untersuchten Bathonium-Lokalitäten in der Oberpfalz.

von Schwandorf. Eine bio- bzw. chronostratigraphische Gliederung des Bathoniums der östlichen Frankenalb unter modernen Gesichtspunkten wurde von Callomon et al. (1987) vorgenommen. Zur weiteren Orientierung sei auf das für das Bathonium noch immer aktuelle Korrelationsschema verschiedener Standard-Zonierungen in Westermann & Callomon (1988, Tab. 1) sowie Mangold & Rioult (1997, Tab. VII) verwiesen.

Abkürzungen im Text: SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; [m] = mikroconche Ammonitenart, [M] = makroconche Ammonitenart.

Dank

Einsicht in ihre Sammlung gewährten G. Ermer (Luhe), U. Schauber und N. Wilhelm (beide Nabburg). Die Genannten, ebenso wie N. Schaffeld (Verden/Aller), stellten wertvolles Fossilmaterial für diese Bearbeitung zur Verfügung. Herr Dr. H. Jahnke (Göttingen) ermöglichte eine Überprüfung von Originalen in der Sammlung des dortigen Geologisch-Paläontologischen Instituts. Herrn Prof. Dr. J. H. Callomon (London) danken wir für zahlreiche wertvolle Hinweise und kritische Anmerkungen, sowie ganz besonders Herrn Dr. R. Schlegelmilch (Aalen) für die Anfertigung der gelungenen Fotos.

2. Profile im Bathonium der Oberpfalz

Bereits Dorn (1939) veröffentlichte Profile aus der unmittelbaren Nähe der Fundstelle Hartenricht (Nr. 61: Profil Scheckenberg; Nr. 62: Profil Kager; Nr. 63: Profil Wöllmannsbach) und gab dabei den oben erwähnten Hinweis auf die Lokalität Münchshofen. Dorn (1939: 278) definierte die Ablagerungen zwischen den „Parkinsonienschichten“ und der „Macrocephalenzone“ als „Fusca-Württembergica-Zone“. Den Begriff „Zone“ im Zusammenhang mit einer lithologischen Gliederung zu gebrauchen, erscheint jedoch nicht sinnvoll, da dieser Begriff eigentlich einer bio- oder chronostratigraphischen Terminologie vorbehalten bleiben sollte. Die von Dorn über seiner „Fusca-Württembergica-Zone“ ausgeschiedene „Macrocephalenzone“ ist zumindest bei seinen Profilen Nr. 61–63 nicht einmal mit Fossilfunden belegt. Vergleicht man die Mächtigkeit des neuen Profils von Hartenricht (Abb. 2) mit den Mächtigkeitsangaben von Dorn, so hat er wahrscheinlich Schichtabschnitte in seine „Macrocephalenzone“ einbezogen, die noch eine typische Fauna des Mittel-Bathoniums enthalten (*Tulites* sp., *Morrisiceras* sp.). Aus Dorns Ausführungen zu seiner „Fusca-Württembergica-Zone“ (Dorn 1939, Abb. 8) wird ersichtlich, daß er seine „Macrocephalenzone“ mit dem Verschwinden von *Parkinsonia wuerttembergica* und *Oecotraustes fuscus* beginnen läßt. Dies erscheint jedoch nach den nun vorliegenden Daten weder biostratigraphisch zutreffend noch formell zweckmäßig. Auch die von älteren Autoren und dann wieder von Arkell (1951) verwendete lithologische Bezeichnung „Aspidoides-Schichten“ bzw. „Aspidoides beds“ ist irreführend, da Dietl (1987) zeigen konnte, daß die Art *Oxycerites aspidoides* (Oppel) lediglich bis in den Grenzbereich Parkinsoni/Zigzag-Zone reicht und es sich bei den bis dahin in der Literatur als *Oxycerites aspidoides* (Oppel) bezeichneten Stücken aus dem Ober-Bathonium um die Art *Oxycerites orbis* (Giebel) handelt. Die hier beschriebenen Schichten bei Hartenricht liegen über dem Parkinsonien-Oolith und sind folglich jünger als die Schichten mit *Oxycerites aspidoides* (Oppel). Eine lithologische Neubezeichnung der geringmächtigen bathonischen Schichtenfolge der Oberpfalz erscheint im Rahmen vorliegender Arbeit nicht erforderlich.

3. Das Profil von Hartenricht

3.1. Lithologische Beschreibung und Fossilinhalt

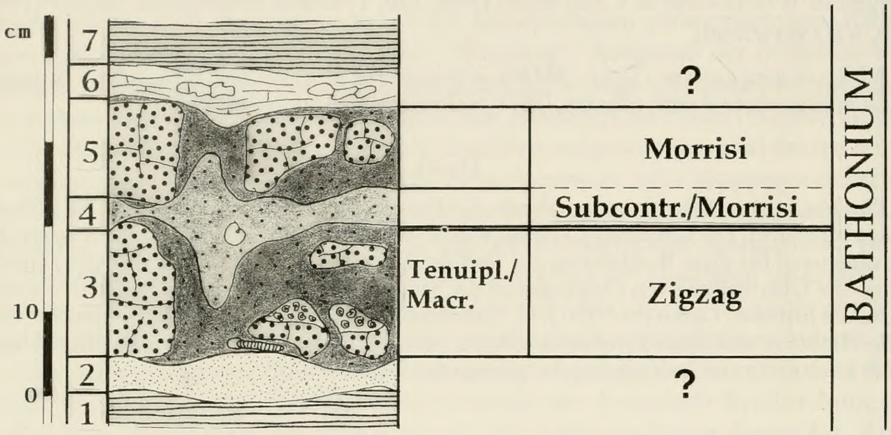


Abb. 2. Profil im Unter- bis Mittel-Bathonium der Oberpfalz bei Schwandorf-Hartenricht. Aufnahme V. Dietze 4/1997.

Schicht 1

Die Schicht 1 besteht aus einem grauen, lehmigen Tonstein. Dieser Abschnitt wurde nicht näher untersucht, und es wurden keine Fossilien daraus geborgen. Nach den Aufnahmen Dorns an benachbarten Profilen dürfte diese Schicht im Liegenden durch den Parkinsonien-Oolith begrenzt sein und eine Mächtigkeit von etwa 50 cm aufweisen.

Schicht 2

Hierbei handelt es sich um eine auffällig ockergelb gefärbte Siltschicht, die keine wesentliche Zementation besitzt. Ihre Mächtigkeit beträgt 2–6 cm; gelegentlich ist dieser gelbe Silt bis weit in die in Schicht 3 hinauf wolkig angereichert. Schicht 2 selbst enthält keine Makrofossilien, jedoch findet man vor allem größere Ammoniten, die ihr direkt aufliegen. Diese Stücke sind dann auf ihrer Liegendseite (!) meist schlecht erhalten. Die Schichten 2 und 3 lassen sich jedoch aufgrund ihrer unterschiedlichen Färbung sehr gut voneinander unterscheiden.

Schicht 3

Schicht 3 ist eine bis zu 30 cm mächtige Lage aus teilweise eisenooidführenden Mergeltonen mit uneinheitlicher Verfestigung. Sie enthält gelegentlich Reste einer eisenoolithischen Kalkbank eingelagert, die meist nur knollenförmig erhalten ist. Dabei kann man eine untere und eine obere Lage unterscheiden. Während die knolligen Bankfragmente der unteren Lage meist mit ihrer größten Fläche nach unten liegen und ihre Bruchkanten noch puzzleartig zum benachbarten Stück passen, ist bei der oberen Lage keinerlei derartige Ordnung zu erkennen. Große Ammoniten mit einem Durchmesser bis zu 30 cm (*Parkinsonia (Oraniceras) fretensis, P. (O.) gyrum-*

bilica, Procerites sp.) liegen manchmal direkt auf der Schicht 2 auf. Wenn sich diese Ammoniten nicht gleichzeitig auf der Unterseite eines Bankfragmentes, sondern im Mergel selbst eingelagert befinden, sind oft kleinere Ammoniten, meist *P. (O.) wuerttembergica* „aufgebacken". Die Kalkmergel-Knollen der Schicht 3 unterscheiden sich von denen der Schicht 5 (s. u.) dadurch, daß bei den ersteren die Schalen der Fossilien gelbbraun verwittert sind. In den meisten Fällen sind die Knollen relativ fossilarm, lediglich ab und zu findet sich eine Innenwindung von *Parkinsonia (Oraniceras)* sp. Gelegentlich treten jedoch, meist im oberen Bereich der Knollen oder auf deren Oberfläche, bemerkenswerte Fossilkonzentrationen auf, die größtenteils aus Ammoniten bestehen. Die Ammoniten sind darin völlig regellos eingelagert. Hin und wieder finden sich dazwischen kleine Muscheln und Schnecken, seltener Belemniten und Holzstückchen. Auf der Oberfläche der Knollen liegen die Ammoniten jedoch in der Regel flach auf. Die Ammoniten sind relativ oft komplett mit ihrer Mündung erhalten.

Auffallend ist, daß die Zusammensetzung der Fossilanreicherungen eine gewisse Regelmäßigkeit aufweist, wobei in Schicht 3 drei voneinander unterscheidbare Ammoniten-Vergesellschaftungen vorkommen:

Fossilknollen Typ 1

Am häufigsten ist die Vergesellschaftung von *Parkinsonia (Oraniceras) wuerttembergica, P. (O.) gyrumbilica, P. (O.) fretensis* und diversen Perisphinctiden. Seltener finden sich Vertreter der Gattungen *Oecotraustes* und *Oxycerites*. Als Raritäten treten *Zigzagiceras* sp., *Morphoceras* cf. *macrescens* und *Ebrayiceras rursum* auf. Als Besonderheit finden sich relativ verbreitet *Phlycticeras dorsocavatum* und *Oecoptychius subrefractus*. Es fällt hierbei auf, daß diese Funde von *O. subrefractus* und *P. dorsocavatum* jeweils auf kleinste Bereiche beschränkt sind und sich in unmittelbarer Nähe dieser Ammoniten beinahe stets Innenwindungen von *Parkinsonia (Oraniceras)* sp. befinden (Taf. 1, Fig. 4). Meist liegen diese Arten nur durch wenige Zentimeter Sediment getrennt nebeneinander, wobei insbesondere von *Oecoptychius subrefractus* oft zwei oder drei Exemplare direkt beieinanderliegend eingebettet wurden. Teilweise treten Anreicherungen mit Dutzenden von Ammoniten auf. Daneben finden sich ab und zu unbestimmbare Schneckensteinkerne und Muscheln der Gattungen *Pleuromya*, *Modiolus* und Trigonien. Die Begleitfauna ist jedoch nicht auf diesen Vergesellschaftungstyp beschränkt.

Fossilknollen Typ 2

Hier treten die Ammonitengattungen *P. (Oraniceras), Siemiradzkia, Oxycerites* und *Oecotraustes* zusammen mit *Asphinctites tenuiplicatus* und *Polysphinctites secundus* auf. Von diesem Typ fand sich ein Gesteinsstück, in dem auch Fragmente bzw. Innenwindungen von drei Exemplaren von *Oecoptychius subrefractus* liegen. *A. tenuiplicatus* und zahlreiche *P. secundus* einerseits sowie *O. subrefractus* und mehrere Fragmente von *P. (O.) wuettembergica* andererseits sind jedoch innerhalb dieses nur etwa 10 x 5 x 3 cm großen Gesteinstückes räumlich auffällig voneinander getrennt. Die fragmentarische Erhaltung der Ammoniten der Gattungen *Oecoptychius* und *Parkinsonia (Oraniceras)* im Gegensatz zu den weitgehend komplett erhaltenen Stücken der Gattungen *Asphinctites* und *Polysphinctites* ist ein deutlicher Hinweis auf komplexe Aufarbeitungsvorgänge, die in diesem Gesteinsstück dokumentiert sind. Gleichartige Phänomene mit frühdiagenetischen Zementationsprozessen, Hartgrundbildungen nach erneuter Exposition am Meeresboden und partielle Aufarbeitungen belegen auch isoliert eingebettete Stücke von Gesteinsbänken oder bereits fragmentierte Fossilien (*Oraniceras* sp.), die allseitig mit Serpeln oder Austern bewachsen sind.

Fossilknollen Typ 3

Dieser Typ ist durch das massenhafte Auftreten zahlloser Exemplare von *Polysphinctes secundus* sowie das etwas weniger häufige Auftreten der korrespondierenden makroconchen Art *Asphinctites tenuiplicatus* gekennzeichnet (Taf. 3, Fig. 1). Gelegentlich finden sich darin noch *Siemiradzkia* sp. und *Oecotraustes* sp. Dieselbe Faunenzusammensetzung ist nicht ausschließlich auf die knollenartig verfestigten Bereiche beschränkt, sondern setzt sich auch im umgebenden weicheren Sediment als Anreicherung fort.

Die meisten Bereiche der Schicht 3 sind jedoch, unabhängig von ihrer faziellen Ausbildung, fossilleer. Insbesondere die Ammoniten treten im Regelfall nesterartig eng begrenzt auf. Auch in den knolligen, verfestigten Bereichen sind oftmals größere Abschnitte fossilleer.

Die drei beschriebenen Vergesellschaftungstypen lassen sich lediglich durch ihre individuelle Faunenzusammensetzung, nicht hingegen durch die Gesteinsausbildung oder die räumliche Lage der Fundstücke innerhalb der Schicht 3 unterscheiden. Die gesamte Schicht 3 stellt somit offensichtlich das Produkt einer mehrfachen Aufarbeitung dar. Die nesterartigen Fossilanreicherungen haben sich wahrscheinlich als Ausfüllungen von Kolken gebildet. Innerhalb der Kolke sind vorwiegend relativ kleine Ammoniten anzutreffen, darunter auch zahlreiche ausgewachsene mit Mundsaum, während großwüchsige Stücke derselben Arten kaum vorkommen. Dieses Phänomen dürfte strömungsdynamisch bedingt sein.

Ammonitenfauna:
Parkinsonia (Oraniceras) wuerttembergica (Oppel) (sehr häufig)
Parkinsonia (Oraniceras) pseudomacrocephalus Wetzel (sehr selten)
Parkinsonia (Oraniceras) fretensis Wetzel (gelegentlich)
Parkinsonia (Oraniceras) gyrumbilica (Quenstedt) (häufig)
Morphoceras cf. *macrescens* (Buckman) (sehr selten)
Morphoceras sp. (sehr selten)
Ebrayiceras rursum Buckman (sehr selten)
Ebrayiceras sp. (sehr selten)
Asphinctites tenuiplicatus (Brauns) (häufig)
Asphinctites sp. (sehr selten)
Polysphinctites secundus (Wetzel) (sehr häufig)
Procerites sp. (gelegentlich)
Siemiradzkia sp. (häufig)
Bullatimorphites sp. (sehr selten)
Oecoptychius subrefractus (Buckman) (selten)
Oecoptychius sp. (sehr selten)
Phlycticeras dorsocavatum (Quenstedt) (selten)
Lissoceras psilodiscus (Schloenbach) (sehr selten)
Oxycerites sp. (gelegentlich)
Paroecotraustes sp. (gelegentlich)
Oecotraustes sp. (gelegentlich)

Schicht 4

Es handelt sich hierbei um eine bis 5 cm mächtige, „krokantartige“, eisenoolithische Mergelschicht. Sie liegt teilweise direkt auf den Knollen der Bank 3 auf, soweit diese nicht vollständig im Kalkmergel der Schicht 3 eingebettet liegen, und kann tief in die Schichten 3 und 5 hineingreifen. Gelegentlich finden sich Fragmente von *Tulites* sp. und *Rugiferites* sp. Nach Mangold (1993) kann die letztere Gattung in *Bullatimorphites* einbezogen werden, eine Ansicht, der wir zustimmen möchten. Seltener finden sich unzerstörte Innenwindungen. Daneben wurden 2 fragmentarisch erhaltene Ammoniten der Gattung *Morrisiceras* geborgen.

Ammonitenfauna:
Tulites sp. (gelegentlich)
Bullatimorphites sp. (selten)
Trolliceras reuteri Arkell (sehr selten)
Sphaeroptychius sp. (sehr selten)
Morrisiceras krumbecki Arkell (sehr selten)
Morrisiceras sp. (sehr selten)
Holzbergia schwandorfense (Arkell) (sehr selten)

Schicht 5

Faziell ist diese durchschnittlich 12 cm mächtige Schicht der liegenden Schicht 4 sehr ähnlich. Sie enthält jedoch an manchen Stellen deutliche Reste einer eisenoolithischen Kalkmergelbank eingelagert, welche nahezu fossilleer ist. Die Bank ähnelt den verfestigten Bereichen der Schicht 3, ist jedoch von dieser durch die höhere Lage im Profil und die andersartige Erhaltung der darin vorkommenden Fossilien unterscheidbar. Gefunden wurden bisher lediglich ein *Procerites* sp. und 2 Exemplare von *Prohecticoceras bisculptum* (Oppel). Letztere stimmen besonders mit den von Galácz (1994, Taf. 1, Fig. 1, Taf. 2, Fig. 1) abgebildeten Exemplaren dieser Art von Swinitza recht gut überein (vgl. Taf. 1, Fig. 4).

Schicht 6

Es handelt sich hierbei um einen mergeligen Tonstein mit unregelmäßiger Ausbildung. Er enthält konkretionäre, lößkindelartige Kalkkrusten, die sekundär mit Sinterkalk zusammengebacken sind. Die Mächtigkeit beträgt etwa 3–6 cm und wechselt lateral auf kurze Distanz. Abgesehen von Belemnitenfragmenten ist die Schicht 6 anscheinend fossilleer.

Schicht 7

Diese Schicht wurde nicht weiter untersucht. Es handelt sich um stark verwitterte und durchwurzelte gelbbraune Tonsteine.

3.2. Chronostratigraphische Einstufung

Unter-Bathonium, Zone des *Zigzagiceras zigzag*

Nach der oben aufgelisteten Ammonitenfauna vertritt die Schicht 3 eindeutig die Zigzag-Zone. Die Convergens-Subzone konnte nicht durch typische Ammonitenarten nachgewiesen werden. Die Macrescens-Subzone ist durch das sehr häufige Auftreten verschiedener Arten der Gattung *Parkinsonia (Oraniceras)* dokumentiert. Sowohl HAHN (1970) und CALLOMON et al. (1987) als auch MANGOLD & RIOULT (1997: 56) sahen diese Gattung als für die Macrescens-Subzone besonders kennzeichnend an. Lediglich MANGOLD et al. (1994) betrachteten dieselben Arten als charakteristisch für ihre Yeovilensis- bzw. Laeviplex-Subzone. Einen deutlichen Hinweis auf die Macrescens-Subzone geben auch ein Exemplar von *Morphoceras* cf. *macrescens* mit relativ breitem Windungsquerschnitt sowie das Auftreten der mikroconchen Art *Ebrayiceras rursum.* STURANI (1967) führte die beiden letztgenannten Arten nur aus der Macrescens-Subzone an. Die Yeovilensis-Subzone läßt sich im Profil Hartenricht nicht sicher mit Ammoniten belegen. Die Index-Art *Asphinctites tenuiplicatus* (BRAUNS) und ihr mikroconcher Partner *Polysphinctites secundus* (WETZEL) charakterisieren schließlich bereits die Tenuiplicatus-Subzone (vgl. HAHN 1970). Die Tenuiplicatus-Subzone wurde von HAHN (1968) als jüngste Subzone der Zigzag-Zone eingeführt. In der nordwesteuropäischen Gliederung wird der Tenuiplicatus-Subzone gelegentlich sogar ein Zonenrang eingeräumt (WESTERMANN & CALLOMON 1988, Tab. 1; MANGOLD & RIOULT 1997, Tab. VII), doch entspricht diese Einheit wohl nicht mehr als einem Faunenhorizont.

In der Schicht 3 finden sich somit einerseits Zusammenschwemmungen von Ammoniten aus der Macrescens-Subzone (Typ 1) und andererseits Fossilkonzentrationen, die ausschließlich für die Tenuiplicatus-Subzone charakteristische Ammonitenarten enthalten (Typ 3). Daneben kommen typische Ammoniten dieser beiden Subzonen auch durchmischt vor (Typ 2). Es kann nicht völlig ausgeschlossen werden, daß Fossilien der Yeovilensis-Subzone ebenfalls in den Fossilkonzentrationen enthalten sind. Verglichen mit dem Profil von Sengenthal (CALLOMON et al. 1987), in dem die Schicht 12 im wesentlichen denselben biostratigraphischen Umfang wie die Schicht 3 im Profil von Hartenricht besitzt, ist letzteres weniger stark aufgearbeitet und daher noch besser biostratigraphisch gliederbar.

Mittel-Bathonium, Zone des *Tulites subcontractus*

Charakteristische Fossilien aus der Progracilis-Zone des basalen Mittel-Bathoniums wurden nicht gefunden. Die Funde von *Tulites* sp. und *Bullatimorphites* („*Rugiferites*“) sp. in der Schicht 4 sind hingegen sichere Belege dafür, daß diese wenigstens teilweise noch in die Subcontractus-Zone zu stellen ist (HAHN 1970).

Mittel-Bathonium, Zone des *Morrisiceras morrisi*

Das Auftreten von *Morrisiceras krumbecki* und *Morrisiceras* sp. belegt eindeutig das Vorhandensein dieser Zone im Profil Hartenricht (HAHN 1970). Die Schicht 4 enthält somit eine aufgearbeitete Fauna mit Elementen der Subcontractus- und der Morrisi-Zone.

Die Schicht 5 dürfte zumindest teilweise ebenfalls noch in die Morrisi-Zone zu stellen sein. Nach den Untersuchungen von TORRENS (1987: 97 ff.) tritt die Art *Prohecticoceras bisculptum* von der Tenuiplicatus-Subzone bis in die Morrisi-Zone hinein auf. Nachdem im Profil Hartenricht die Gattung *Morrisiceras* bereits in der darunterliegenden Schicht 4 vorkommt, dürften die Belegstücke von *Prohecticoceras bisculptum* (Taf. 1, Fig. 4) sehr wahrscheinlich ebenfalls noch der Morrisi-Zone angehören.

Eine biostratigraphische Einstufung der Schichten 6 und 7 ist mangels aussagekräftiger Fossilfunde bisher nicht möglich.

4. Bemerkungen zu den Neufunden von *Oecoptychius subrefractus* (Buckman)

Gattung *Oecoptychius* Neumayr 1878

Typusart: *Nautilus refractus* Reinecke 1818.

Oecoptychius subrefractus (Buckman) [m]

Taf. 1, Fig. 1 u. 3

1857 *Ammonites refractus* Reinecke. – Quenstedt, S. 525 pars (Dentalienton der Achalm).
* 1920 *Oecoptychoceras subrefractum.* – Buckman, S. 24, Taf. 176.
v 1986 *Oecoptychius subrefractus* (Buckman). – Dietl, S. 3, Abb. 1, Fig. 1–3. – [Mit Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]

Holotypus: Original zu Buckman 1920, Taf. 176.
Locus typicus: Broad Windsor, Dorset.
Stratum typicum: Inferior Oolite, Unter-Bathonium, Zigzag-Zone (vgl. Dietl 1986).
Vorkommen: Süddeutschland, England, Westfrankreich (Nièvre).

Insgesamt 10 der untersuchten Exemplare von *Oecoptychius subrefractus* besitzen noch ihre Wohnkammer, wovon 8 sogar mit Mündungsapophyse und Kapuze erhalten sind. Die Maximalgröße dieser Stücke vom Windungsellenbogen bis zum vordersten Ende der Kapuze gemessen beträgt stets 1,9–2,0 cm. Die Maximalgröße der oberpfälzischen Stücke ist somit etwas höher als diejenige der von Dietl (1986) abgebildeten Fundstücke aus dem Schwäbischen Jura und aus dem Wutachgebiet.

Dietl (1986: 4) beschrieb bereits eingehend den scaphitoiden Gehäusebau von *Oecoptychius subrefractus*, der sich nur unwesentlich von dem der wesentlich bekannteren jüngeren Art *O. refractus* (Reinecke) unterscheidet. Die innersten Windungen sind bei *O. subrefractus* noch normal aufgerollt und besitzen ein kugeliges Aussehen. Die exzentrische Aufrollung beginnt erst kurz vor dem Ende des Phragmokons, bei einigen Exemplaren sogar erst bei Beginn der Wohnkammer. Der Windungsellenbogen ist spitz-gerundet. Der halbrunde Windungsquerschnitt der Innenwindungen wird zu Beginn der Wohnkammer zunächst breitoval und schließlich, am Ende der Wohnkammer, gar hochoval. Die Wohnkammer knickt an ihrem Ende steil in dorsale Richtung ab und bildet unmittelbar vor der Kapuze, die von oben betrachtet einer gerundeten, dreiseitigen Pyramide ähnelt, einen leicht erhabenen, aber deutlich sichtbaren Wulst. An die Kapuze schließt sich nach vorne ein spornartiger Fortsatz an, der dem Schild einer Mütze ähnelt. Dieser Fortsatz ist auch an den Seiten der Kapuze ausgebildet, dort allerdings schmäler, um schließlich in den Stiel der Mündungsapophyse überzugehen. Dieser beginnt etwa auf Höhe des schwachen Wulstes vor der Kapuze und zieht schräg nach vorne in dorsaler Richtung. Er endet in einem breit-löffelförmigen, mit der konkaven Seite nach innen weisenden „Ohr". Die Mündungsapophyse reicht bis auf die Höhe des Bereichs zwischen Phragmokon und Wohnkammer herab.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen Dietls (1986) an pyritischen Steinkernen zeigen die Exemplare von Hartenricht schon ab einem Durchmesser von 0,5 cm eine leichte Berippung, also bereits deutlich vor dem Ende des Phragmokons, wobei zunächst nur Einfachrippen auftreten. Diese spalten sich dann im Verlauf des weiteren Gehäusewachstums in Gabelrippen auf, die vom Beginn der Wohnkammer bis in den Bereich des Windungsellenbogens am stärksten ausgeprägt sind, um dann im weiteren Verlauf der Wohnkammer allmählich zu verlöschen. Die Rippenstiele sind meist zu Beginn der Wohnkammer nicht mehr vorhanden. Die Stärke der Berippung variiert beachtlich, wobei jedoch die Berippungsdichte bei sämtlichen untersuchten Exemplaren recht ähnlich ist. Bestätigt werden kann die Beobachtung von Dietl (1986), daß die Berippung auf der Externseite leicht abgeschwächt erscheint, da dort die Zwischenräume zwischen den zusammenlaufenden Rippen beider Flanken leicht erhaben sind. Teilweise, allerdings nicht bei allen Exemplaren, tritt über eine kurze Distanz im Übergangsbereich Phragmokon/Wohnkammer eine deutliche Furche auf. Diese Beobachtung ist jedoch nur bei Steinkernerhaltung möglich. Bei Schalenerhaltung ist die Berippung insgesamt viel schwächer ausgeprägt. Der zunächst geschlossene Nabel öffnet sich erst kurz vor dem Ende des Phragmokons. Die Suturentwicklung konnte an dem vorliegenden Material nicht untersucht werden.

Als Altersstellung der Stücke von Hartenricht muß die Macrescens-Subzone der Zigzag-Zone angenommen werden (s. o.). Auffällig häufig findet sich zusammen mit *O. subrefractus* (Buckman) die Art *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt). Dies ist ein Indiz für die Vermutung, daß diese beiden Arten ein Dimorphenpaar bilden. Zu dieser Frage und den verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Ammonitengruppe soll im Rahmen einer weiteren Arbeit (Schweigert & Dietze, i. Vorber.) ausführlich Stellung bezogen werden.

Vergleiche. – Der von Brasil (1894) abgebildete Holotypus von *Oecoptychius grossouvrei* besitzt einen maximalen Durchmesser von 2,0 cm und ist somit keineswegs größer als die Stücke von *O. subrefractus* aus der Oberpfalz. Die Originalabbildung von Brasil (1894, Taf. 4, Fig. 12–13) ist deutlich vergrößert, was der Abbildungserläuterung nicht zu entnehmen ist. In der Art der Berippung ist kein wesentlicher Unterschied zu *O. subrefractus* festzustellen, ebensowenig in der Form der Mündungsfortsätze. Zwar scheint die Mündungsapophyse beim Holotypus an der Stelle der Kapuze ausgebildet zu sein, doch liegt bei näherer Betrachtung eine andere Interpretation näher. Deutlich ist nach dem Abknicken der Wohnkammer der auch für *O. subrefractus* (Buckman) charakteristische Wulst zu erkennen. Daran schließt sich die Kapuze an, die noch niedriger ausgebildet ist als bei *O. subrefractus* (Buckman). Bei dem nach unten gerichteten Fortsatz dürfte es sich entweder um ein eingeschwemmtes Schalenstück oder um eine pathologische Erscheinung handeln, die auch bei der Gattung *Ebrayiceras* (vgl. Buckman 1920, Taf. 173, Fig. 1–3, Taf. 174, Fig. 1–3) gelegentlich beobachtet werden kann. Dort befinden sich an den Mündungsfortsätzen manchmal scheinbar willkürliche „Wucherungen“, die individuell völlig unterschiedlich gestaltet sein können. Die Annahme einer kopfspornartigen Apophyse bei *O. grossouvrei* Brasil (vgl. Dietl 1986) erscheint hingegen abwegig. Die eigentliche Mündungsapophyse ist beim Holotypus von *O. grossouvrei* abgebrochen und dürfte wie bei dem von Wetzel (1937, Taf. 13, Fig. 3) abgebildeten Exemplar gestaltet gewesen sein. Bei Wetzels Stück ist hingegen die Kapuze nicht erhalten. Da nach den Untersuchungen von Dietl (1986) auch kein wesentlicher Unterschied in der Entwicklung der Lobenlinie besteht, dürften sich die beiden Arten nur dadurch voneinander unterscheiden, daß die Innenwindungen bei *O. grossouvrei* Brasil noch sphaeroconer sind und auch die Wohnkammer einschließlich des Windungsellenbogens deutlich aufgeblähter und stärker gerundet ist. *O. grossouvrei* Brasil tritt in der Parkinsoni-Zone des Ober-Bajociums auf.

Hinsichtlich der Abgrenzung von *O. subrefractus* (Buckman) zu *O. „refractus macrocephali“* (Quenstedt) und dem von Westermann et al. (1984) als „Oecoptychiinae n. sp.“ beschriebenen Stück aus Mexiko können die Ausführungen Dietls (1986) mit dem vorliegenden Material nicht ergänzt werden.

Die Endgröße von O. *refractus* (Reinecke) unterscheidet sich nicht wesentlich von derjenigen von O. *subrefractus* (Buckman). Das beste Unterscheidungsmerkmal ist die Form der Mündungskapuze. Während diese bei O. *grossouvrei* Brasil nur schwach angedeutet und bei O. *subrefractus* (Buckman) schon deutlicher entwickelt ist, ist sie bei O. *refractus* (Reinecke) um ein mehrfaches höher als breit und gleicht dabei einem langgezogenen, an der höchsten Stelle gerundeten Tropfen. Der vor der Kapuze ausgebildete Fortsatz ist kürzer als bei der stratigraphisch älteren Art O. *subrefractus* (Buckman). Der für letztere Art charakteristische leichte Rippenwulst vor der Kapuze fehlt bei O. *refractus* (Reinecke) völlig, dafür fällt die Wohnkammer am Ende nicht so steil, jedoch weiter in dorsale Richtung, ab. Das Gehäuse von O. *subrefractus* (Buckman) ist im Regelfall langgestreckter als das gedrungener wirkende Gehäuse von O. *refractus* (Reinecke). Der Windungsellenbogen selbst ist bei letztgenannter Art meist spitzer. Gelegentlich finden sich jedoch Exemplare, die in diesen Merkmalen O. *subrefractus* (Buckman) noch nahestehen. Die Berippung beider Arten ist prinzipiell ähnlich, allerdings gibt es Funde von O. *refractus* (Reinecke), die eine deutlich gröbere Berippung aufweisen. In der Form der Mündungsapophysen und in der Lobenentwicklung gibt es keine signifikanten Unterschiede. O. *refractus* (Reinecke) tritt vor allem in der Jason- und der Coronatum-Zone des Mittel-Calloviums auf.

Oecoptychius sp. [m]
Taf. 1, Fig. 2

Ein Exemplar aus dem oberpfälzischen Fundmaterial unterscheidet sich deutlich von allen anderen Stücken. Es ist kleiner (geschätzte Endgröße 1,5 cm), nur sehr schwach berippt und in jedem Wachstumsstadium stärker gerundet und aufgeblähter, als es bei *Oecoptychius subrefractus* (Buckman) gewöhnlich der Fall ist. Die Wohnkammer ist merklich kürzer. Leider sind bei der Bergung der wohl ebenfalls löffelförmige Apophysenfortsatz und die Kapuze verlorengegangen. Der leichte Wulst vor der Kapuze ist jedoch noch deutlich sichtbar, ebenso der Ansatz der Kapuze und der Apophysenstiel. Abgesehen von der Größe und der Stärke der Berippung steht das Stück morphologisch der älteren Chronospezies O. *grossouvrei* Brasil noch recht nahe.

Von der Aufstellung einer neuen Art wird jedoch im Hinblick darauf, daß nur ein einzelnes Exemplar gefunden wurde, abgesehen. Vermutlich handelt es sich bei diesem Stück auch nur um eine extreme, vielleicht etwas pathologische Variante innerhalb der Chronospezies O. *subrefractus* (Buckman). In der jüngeren Chronospezies O. *refractus* (Reinecke) kommen gelegentlich ebenfalls solche Extremformen vor, die von Zakrzewski (1887) als eigene Unterart „*quenstedti*“ beschrieben wurden.

5. Bemerkungen zu *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) und *Polysphinctites secundus* (Wetzel)

Wie bereits oben ausgeführt wurde, finden sich in der Schicht 3 des Profils Hartenricht gelegentlich Massenanreicherungen teilweise komplett erhaltener Exemplare von *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) und *Polysphinctites secundus* (Wetzel). Bei dem auf Taf. 3, Fig. 1 abgebildeten Block sind 8 Exemplare von *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns), etwa 50 Exemplare von *Polysphinctites secundus* (Wetzel) und 3 juvenile Stücke von *Siemiradzkia* sp. identifizierbar. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß ungefähr dieselbe Anzahl von Ammoniten noch unpräpariert im Gestein stecken dürfte und zahlreiche Ammoniten, insbesondere Polysphinctiten, bei der Freilegung der jetzt sichtbaren Stücke wegpräpariert wurden. Solche individuenreichen Zusammenschwemmungen bilden jedoch die große Ausnahme. In der Regel beschränken sich die Anreicherungen auf 10–20 Ammoniten, darunter meist Polysphinctiten. Die große Anzahl der im Profil Hartenricht und bei Wöllmansbach geborgenen Asphinctiten und Polysphinctiten bietet nun, unter Berücksichtigung weiterer Funde aus Süddeutschland und Südengland, Gelegenheit, neue Erkenntnisse über die stratigraphische Verbreitung der Arten dieser Gattungen und deren Variabilität zu gewinnen (Dietze & Chandler, in Vorber.).

Gattung *Asphinctites* Buckman 1924

Typusart: *Asphinctites recinctus* Buckman.

Asphinctites tenuiplicatus (Brauns) [M]

Taf. 2, Fig. 1–8; Taf. 3, Fig. 1-3

* 1865 *Ammonites tenuiplicatus*, n. sp. – Brauns, S. 135, Taf. 25, Fig. 8–11.
1919 *Morphoceras transsylvanicum* Simionescu sp. – de Grossouvre, S. 390, Taf. 15, Fig. 1, 2a–b.
1924 *Asphinctites recinctus*. – Buckman, Taf. 484.
1970 *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns). – Hahn, S. 50, Taf. 7, Fig. 1–5, Taf. 8, Fig. 14. – [Dort weitere Synonyme bis zu diesem Zeitpunkt]
1970 *Asphinctites recinctus* Buckman, 1924. – Mangold, S. 113.
1985 *tenuiplicatus* (Brauns, 1865). – Schlegelmilch, Taf. 36, Fig. 17.
v non 1986 *Asphinctites* sp. – Dietl, Abb. 3.
? 1987 *Asphinctites* aff. *tenuiplicatus* (Brauns). – Torrens, S. 98, Taf. 2, Fig. 7.
v 1996 *Asphinctites tenuiplicatus*. – Dietze & Chandler, Abb. S. 160 unten.
? 1997 *Asphinctites* sp. – Machalski, S. 145, S. 146, Abb.1.
1997 *Asphinctites (Asphinctites) tenuiplicatus* (Brauns). – Mangold & Rioult, Taf. 16, Fig. 7.
non 1997 *Asphinctites (Asphinctites) recinctus* Buck. – Mangold & Rioult, Taf. 16, Fig. 9.

Holotypus: Orig. zu Brauns 1865, Taf. 25, Fig. 8–11 (nicht auffindbar).
Locus typicus: Bahneinschnitt bei Eimen/Hils.
Stratum typicum: Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Tenuiplicatus-Subzone.
Neotypus: Orig. zu Westermann 1958, Taf. 45, Fig. 3a–c, darin designiert. Leider ist der Neotypus mittlerweile offensichtlich durch Pyritzersetzung zerstört, und auch der von Westermann (1958, Taf. 46, Fig. 3) abgebildete Topotypus ist bereits sehr stark beschädigt.
Vorkommen: Norddeutschland, Süddeutschland, Frankreich, England, Polen.

Hahn (1970: 51) beschrieb die Art *Asphinctites tenuiplicatus* recht ausführlich. Wie er bereits erkannte, handelt es sich dabei um eine sehr variable Art, was in der Vergangenheit zur Aufstellung zahlreicher Morphospezies geführt hat. Das Material von Hartenricht und dem nahegelegenen Wöllmannsbach (ca. 50 untersuchte Exemplare) ähnelt auffallend den von Westermann (1958, Taf. 45, Fig. 3, Taf. 46, Fig. 1, 3–4) von Eimen/Hils (Norddeutschland) abgebildeten Funden. Das von Westermann (1958, Taf. 45, Fig. 3) zum Neotypus bestimmte Exemplar zeigt bei relativ hochmündigem Windungsquerschnitt und mittlerer Nabelweite relativ starke Primärrippen. Es handelt sich, abgesehen vielleicht von der relativ scharfen Berippung, um eine Form, die dem Durchschnitt innerhalb der Variationsbreite dieser Art recht gut entspricht (vgl. das sehr ähnliche, komplett mit Mündung erhaltene Exemplar Taf. 2, Fig. 1).

Es gibt noch stärker berippte Exemplare mit breitovalem (Taf. 2, Fig. 2) oder auch mit relativ hochmündigem Windungsquerschnitt (Taf. 3, Fig. 2). Die Exemplare mit breitem Windungsquerschnitt sind meist auch gleichzeitig sehr involut, können jedoch in ihrer Berippungsdichte und -stärke variieren (vgl. Taf. 2, Fig. 3 u. 6). Diesem Morphotyp entspricht das von Westermann (1958, Taf. 46, Fig 3) als *Asphinctites gaertneri* abgebildete Exemplar. Bei einem weiteren Exemplar (Taf. 2, Fig. 4) ist der Windungsquerschnitt ziemlich breit bei gleichzeitig relativ evolutem Nabel und schwacher Berippung. Solche schwach berippten Exemplare können sogar noch weitnabliger sein und einen sehr hochmündigen Windungsquerschnitt ausbilden (Taf. 2, Fig. 5). Ein vollständig mit Mundsaum erhaltenes Stück (Taf. 3, Fig. 3) besitzt ebenfalls einen sehr schmalen Windungsquerschnitt, ist dabei aber weniger hochmündig und deutlich stärker berippt. Dem Neotypus steht das auf Taf. 2, Fig. 7 abgebildete Stück bis auf seine viel schwächere Berippung wiederum sehr nahe.

Taf. 2, Fig. 8 zeigt eine weitere Formvariante, die schon des öfteren in der Literatur abgebildet wurde (Hahn 1970, Taf. 7, Fig. 1, 4, Taf. 8, Fig. 14; Dietze & Chandler 1996, S. 160 unten). Sie entspricht der von Westermann (1958) als *Asphinctites bathonicus* beschriebenen Morphospezies. Die große Mehrzahl der im Gebiet des Ipfs (östliche Schwäbische Alb) aus dem oberen Bereich der dortigen Schicht 4 (Dietl & Kapitzke 1983, Abb. 2, Tenuiplicatus-Subzone) geborgenen Exemplare von *Asphinctites tenuiplicatus* (Coll. V. Dietze) ist ebenfalls zu dieser Varietät zu stellen. In der Oberpfalz ist diese Varietät hingegen vergleichsweise seltener. Sämtlichen untersuchten Stücken aus der Oberpfalz (Hartenricht und Wöllmannsbach) und vom Ipf-Gebiet ist aber gemeinsam, daß keine Einschnürungen vorkommen. Die Funde aus der Oberpfalz sind in die Tenuiplicatus-Subzone zu stellen (vgl. Torrens 1987: 98).

Vergleiche. – Nach dem uns vorliegenden umfangreichen Material aus der Oberpfalz fallen die Arten *Asphinctites bathonicus* Westermann, *A. gaertneri* Westermann, *A. bajociformis* (Arkell) und *A. recinctus* Buckman in die Variationsbreite von *A. tenuiplicatus* (Brauns) und sind somit als Synomyme anzusehen. Hahn (1970: 53) teilte diese Ansicht bezüglich der Arten *A. bathonicus* und *A. bajociformis*; dabei wies er auch auf Gemeinsamkeiten mit *A. gaertneri* und *A. recinctus* hin. Torrens (1987: 98) hielt *A. recinctus, A. transsylvanicus* de Grossouvre non Simionescu und *A. bajociformis* für Synomyme. Page (1996: 48) teilte diese Ansicht in Bezug auf *A. recinctus* und wendet sich gegen die Auffassung von Mangold (1991). Letzterer (Mangold 1970: 113) betrachtete *A. recinctus* und *A. gaertneri* als eigenständige Arten aus der Tenuiplicatus-Subzone, wogegen er *A. bathonicus* und *A. bajociformis* ebenfalls für Synonyme ansah. Die Art *Asphinctites patrulii* Hahn scheint *A. tenuiplicatus* sehr nahe zu stehen (vgl. Torrens 1987, Taf. 2, Fig. 5, 6, 9–12) und soll in der Yeovilensis- und in der Tenuiplicatus-Subzone vorkommen. Die von Torrens abgebildeten Exemplare zeigen noch den engen, relativ tiefen Nabel der Innenwindungen (vgl. Hahn 1970: 53) sowie die viel evoluteren Außenwindungen. Vor allem dieses Merkmal unterscheidet diese Art, neben den teilweise noch mit starken Einschnürungen versehenen Innenwindungen und der extrem feinen Berippung, von der „moderneren“ Art *A. tenuiplicatus*.

Mangold (1990: 277) bzw. Mangold & Rioult (1997, Tab. VII) verwendeten die Art *A. recinctus* als Indexart einer Subzone im Liegenden der Tenuiplicatus-Subzone, die also der Yeovilensis-Subzone entspricht. Dies ist abzulehnen, da es sich bei den zugrundeliegenden Stücken von Asphinctiten mit markanten Einschnürungen, nach deren Abbildung zu urteilen, eindeutig nicht um die Art *A. recinctus* (= *tenuiplicatus*) handelt, die keine Einschnürungen aufweist, sondern offensichtlich um eine recht evolute Vorläuferform davon. Zudem wies schon Torrens (*in*: Cope et al. 1980) darauf hin, daß es sich beim Holotypus von *A. recinctus* um den einzigen Ammonitenfund aus England handle, der einen Hinweis auf das Vorhandensein von Gesteinsschichten der Tenuiplicatus-Zone in England gibt. Da die Art *A. recinctus* nicht in der nach ihr benannten Subzone auftritt, erscheint eine Umbenennung der „Recinctus-Subzone" erforderlich oder einfacher eine Beibehaltung der Yeovilensis-Subzone.

Die Art *Asphinctites replictum* (Buckman) unterscheidet sich von *A. tenuiplicatus* ebenfalls durch ihre starken Einschnürungen, die auch noch auf den äußeren Windungen vorkommen, sowie die involuteren Innenwindungen. Die Windungsspirale öffnet sich bei dieser Art erst auf den äußeren Windungen sehr stark (vgl. Arkell 1955, Taf. 16, Fig. 9a–b). Die Angabe „Zigzag Bed" als Fundhorizont von *A. replictum* läßt leider keine Rückschlüsse auf das genaue zeitliche Auftreten dieser Art zu. *A. pinguis* (de Grossouvre) ist durch einen extrem breiten Windungsquerschnitt, die involuten Innenwindungen mit nachfolgend sehr evoluten Außenwindungen und starke Einschnürungen gekennzeichnet. Diese Art erscheint schon in der Convergens-Subzone (Mangold 1970: 111) bzw. der damit korrespondierenden Parvum-Subzone der submediterranen Faunenprovinz (Mangold 1990: 91; Mangold & Rioult 1997: 57) und reicht noch bis in die Yeovilensis-Subzone hinein (Torrens 1987: 98). Noch unveröffentlichte Neufunde vom Ipf (östliche Schwäbische Alb) und von Sengenthal (Fränkische Alb) dürften ein solch frühes stratrigraphisches Auftreten der Gattung *Asphinctites* bestätigen. Hierfür spricht auch der Nachweis der mikroconchen Art *Polysphinctites polysphinctus* (Buckman) im Parkinsonien-Oolith von Sengenthal, der wohl aus der Convergens-Subzone stammt (Schairer 1994). Torrens (1971: 585 f.) gab eine ausführliche Übersicht über *Asphinctites* und *Polysphinctites* in der Literatur.

Gattung *Polysphinctites* Buckman 1922

Typusart: *Polysphinctites polysphinctus* Buckman 1922.

Polysphinctites secundus (Wetzel) [m]

Taf. 1, Fig. 5–11; Taf. 3, Fig. 1

1865 *Ammonites tenuiplicatus* Brauns. – Schloenbach, S. 186, Taf. 29, Fig. 3a–b, ? Fig. 4a–b.
* 1950 *Grossouvria secunda* n. sp. – Wetzel, S.79.
v 1958 *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns). – Westermann, S. 86, Taf. 46, Fig. 2a–c.
1970 *Polysphinctites secundus* (Wetzel). – Hahn, S. 57, Taf. 8, Fig. 11–13.
1970 *Polysphinctites polysphinctus* S. Buckm. – Hahn, S. 56, Taf. 8, Fig. 7–10, ? Fig. 4.
1985 *Asphinctites (Polysphinctites) secundus* (Wetzel 1950). – Schlegelmilch, Taf. 37, Fig. 3.
1985 *Asphinctites (Polysphinctites) polysphinctus* (Buckm. 1922). – Schlegelmilch, Taf. 37, Fig. 2.
v non 1986 *Polysphinctites* sp. – Dietl, Abb. 3.
? 1987 *Polysphinctites secundus* Wetzel. – Torrens, Taf. 2, Fig. 8a–b.

Lectotypus: Orig. zu Schloenbach 1865, Taf. 29, Fig. 3a–b; nicht auffindbar.
Locus typicus: Bahneinschnitt bei Eimen/Hils.
Stratum typicum: Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Tenuiplicatus-Subzone.

Hier kann zunächst auf die Beschreibung und die Bemerkungen von Hahn (1970: 55 ff.) verwiesen werden. Das neue, mehrere hundert Stücke umfassende Material aus der Oberpfalz zeigt ebenso wie bei der makroconchen Art *Asphinctites tenuiplicatus* eine erhebliche Variationsbreite, was die Berippungsdichte, -stärke und Form des Windungsquerschnitts anlangt. Demgegenüber scheint die Nabelweite bei dieser Art nicht sehr variabel zu sein. Die Innenwindungen fast aller untersuchter Stücke sind entweder völlig glatt (Taf. 1, Fig. 9) oder zeigen nur eine mehr oder weniger starke Primärberippung. Nur ganz wenige Stücke besitzen auf den innersten Windungen leichte Andeutungen von Einschnürungen. Auch beim mikroconchen Partner von *Asphinctites tenuiplicatus* sind also die Einschnürungen nahezu vollständig erloschen. Keines der untersuchten Stücke weist irgendwelche Einschnürungen auf den Außenwindungen auf. Die allermeisten Exemplare sind, obwohl oftmals komplett erhalten, relativ kleinwüchsig und offenbar noch nicht ausgewachsen. Auch die makroconchen Neufunde von *Asphinctites tenuiplicatus* aus der Oberpfalz sind im Vergleich mit Funden von der östlichen Schwäbischen Alb relativ klein. Die beiden auf Taf. 1, Fig. 5 u. 11 abgebildeten Stücke dagegen scheinen ausgewachsen zu sein und gleichen dem von Hahn (1970, Taf. 8, Fig. 13) von Eimen/Hils abgebildeten Topotypus. Auch unpublizierte Funde von der Ostalb zeigen einen vergleichbaren Enddurchmesser. Letztere weisen ebenfalls keine Einschnürungen auf, sind allerdings in ihrer der Berippungsdichte und -stärke recht variabel.

Vergleiche. – Der entscheidende Unterschied von *Polysphinctites secundus* zu der Art *P. polysphinctus* Buckman ist im Gegensatz zur Meinung von Hahn (1970: 57, 59) nicht in der Berippungsdichte und -stärke zu erblicken. Die von Buckman (1924, Taf. 322, Fig. a–c) und von Arkell (1955, Taf. 16, Fig. 5–8) aus dem „Zigzag Bed“ von Dorset abgebildeten Stücke von *P. polysphinctus* zeigen ebenso wie die Abbildungen von Mangold (1970, Taf. 7, Fig. 21) und Hahn (1970, Taf. 8, Fig. 6) deutliche Einschnürungen. Auch die von Dietze & Chandler (1996: 165 links unten, 166 links oben) aus dem Zigzag Bed von Waddon Hill (Dorset) abgebildeten Exemplare dieser Art weisen solche Einschnürungen auf. Die Einschnürungen sind bis zur Mündung entwickelt. Hinsichtlich ihres Windungsquerschnittes und der Art der Berippung variieren diese Stücke stark, bilden dabei jedoch nie eine solch kräftige Berippung aus, wie sie bei Extremformen von *Polysphinctites secundus* vorkommt. Bei den von Dietl (1986, Abb. 3) erwähnten Funden von „*Asphinctites* sp.“ und „*Polyspinctites* sp.“ handelt es sich ausschließlich um Innenwindungen von Polysphinctiten, die aufgrund ihrer ebenfalls noch kräftig entwickelten Einschnürungen einer älteren Chronospezies als *P. secundus* zugehören müssen. Aus dem oberen Bereich des Parkinsonien-Ooliths des Ipfgebietes (östliche Schwäbische Alb) wurde ein sehr schwach beripptes, mit deutlichen Einschnürungen bis zur Mündung versehenes Exemplar geborgen, das wahrscheinlich aus der Convergens-Subzone stammt und gut mit dem von Schairer (1994) beschriebenen Stück aus dem Parkinsonien-Oolith von Sengenthal vergleichbar ist. Ein Vorkommen von *Polysphinctites* sp. wurde von Innocenti et al. (1988) aus der Convergens-Subzone von Südostfrankreich erwähnt.

Bei *Polysphinctites ebrayoides* Arkell (1955: 138, Taf. 16, Fig. 3) dürfte es sich um einen makroconchen *Asphinctites* handeln. Auch dieses Stück besitzt noch deutliche Einschnürungen.

Aufgrund des frühen Auftretens läßt sich die Gattung *Asphinctites* und deren mikroconcher Partner *Polysphinctites* entgegen der Auffassung von Hahn (1970) sicher nicht direkt von der Gattung *Morphoceras* und dessen mikroconchem Partner

Ebrayiceras ableiten. Obwohl Westermann & Hillebrandt (1995) auf morphologisch zwischen *Morphoceras* und *Asphinctites* vermittelnde Formen hinweisen, gehen wir ebenso wie Sandoval (1983) von einer konvergenten Entwicklung zweier Dimorphenpaare aus, die sich im Bajocium/Bathonium-Grenzbereich aufgespalten haben. Als gemeinsame Wurzel von *Asphinctites* und *Morphoceras* kann die Gattung *Dimorphinites* aus der Parkinsoni-Zone angesehen werden. Die Gattung *Polysphinctites* läßt sich ebenso zwanglos von mikroconchen Dimorphiniten ableiten. Für diese Mikroconchen führte Rioult (*in*: Fischer 1994: 115) die Gattung *Vigoriceras* (Typusart: *Ammonites defrancii* d'Orbigny) ein. Offensichtlich spaltete sich der von *Dimorphinites* zu *Asphinctites* führende Ast sogar noch weiter auf. Für solche Formen, die morphologisch zwischen *Dimorphinites*, *Morphoceras* und *Asphinctites* vermitteln, stellte Seyed-Emami (*in*: Seyed-Emami et al. 1989) die neue Gattung *Pseudodimorphinites* auf, von der aber offensichtlich bisher nur makroconche, wenn auch recht kleinwüchsige Individuen vorliegen. Die von diesem Autor in die neue Gattung eingeschlossenen, aber vergleichsweise weitnabeligen Arten *patrulii* Hahn und *pinguis* de Grossouvre sind hingegen als echte Asphinctiten zu betrachten.

Sowohl die mikroconchen als auch die makroconchen Morphoceraten der *Asphinctites*-Gruppe, welche von der Convergens- bis zur Yeovilensis-Subzone auftreten, unterscheiden sich von *Asphinctites tenuiplicatus* und *Polysphinctites secundus* in erster Linie durch deutliche Einschnürungen, die bei der mit *Asphinctites tenuiplicatus* nahe verwandten Art *A. patrulii* immerhin auf den Innenwindungen noch beobachtet werden können. Auf den Verlust der Einschnürungen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung wies bereits Hahn (1970: 50) hin. Bei den älteren makroconchen Formen bilden die sehr involuten Innenwindungen, denen eine starke Öffnung der Windungsspirale auf den Außenwindungen nachfolgt, ein zusätzliches gutes Unterscheidungsmerkmal.

Als Nachweis für die Tenuiplicatus-Subzone eignen sich nur die Indexart *Asphinctites tenuiplicatus* und deren mikroconcher Partner *Polysphinctites secundus*. Page (1996: 48) sowie Mangold & Rioult (1997: 58) sahen im Gegensatz hierzu *P. polysphinctus* als Nachweismöglichkeit für diese Subzone an, doch handelt es sich dabei eindeutig um eine ältere Chronospezies, höchstwahrscheinlich aus der Convergens-Subzone (vgl. Schairer 1994: 162).

6. Literatur

Arkell, W. J. (1951): A Middle Bathoniam Ammonite Fauna from Schwandorf, Northern Bavaria. – Schweiz. paläont. Abh., **69**: 1–18, 3 Taf.; Basel.

– (1950–1958): Monograph of the English Bathonian Ammonites. – Palaeontogr. Soc., 1–264, 33 Taf., 83 Abb.; London.

Brasil, L. (1894): Céphalopodes nouveaux ou peu connus des Étages Jurassiques de Normandie. – Bull. Soc. Géol. Normandie, **16**: 27–46, 4 Taf.; Le Havre.

Brauns, D. (1865): Die Stratigraphie und Paläontologie des südöstlichen Theiles der Hilsmulde auf Grund neuer, bei den Eisenbahnbauten in den Jahren 1861–1864 angestellter Beobachtungen. – Palaeontographica, **13**: 75–146, 5 Taf.; Cassel.

Buckman, S. S. (1898): On the grouping of some divisions of so-called Jurassic time. – Quart. J. geol. Soc.London, **54**: 442–462; London.

– (1920): Type Ammonites, III, **23**: 19-24, 13 Taf., 1 Abb.; London (Wesley & son).

– (1924): Type Ammonites, V, **45**: 5–20, 16+2 Taf.; London (Wheldon & Wesley).

Callomon, J. H., Dietl, G., Galácz, A., Gradl, H., Niederhöfer, H.-J. & Zeiss, A. (1987): Zur Stratigraphie des Mittel- und unteren Oberjuras in Sengenthal bei Neumarkt/Oberpfalz. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **132**: 1–53, 5 Taf., 11 Abb., 5 Tab.; Stuttgart.

COPE, J. C. W., DUFF, K. L., PARSONS, C. F., TORRENS, H. S., WIMBLEDON, W. A. & WRIGHT, J. K. (1980): A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two: Middle and Upper Jurassic. – Geol. Soc. London, spec. Rep., **15**, 109 S., 15 Abb.; Oxford.

DIETL, G. (1982): Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea) am locus typicus. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **87**: 1–21, 3 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

– (1986): Erstnachweis von *Oecoptychius subrefractus* (S. BUCKM.) (Ammonoidea) aus dem Unter-Bathonium (Mittl. Jura) von SW-Deutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **119**: 1–13, 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & KAPITZKE, M. (1983): Das Bathonium (Mittlerer Jura) zwischen Aalen und Bopfingen, östliche Schwäb. Alb. 1. Mittel-Bathonium. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **93**: 1–7, 3 Abb.; Stuttgart.

DIETZE, V. & CHANDLER, R. B. (1996): Die Zone des *Zigzagiceras zigzag*. – Fossilien, **1996**/3: 159–166, 9 Abb.; Korb.

DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. (1981): Classification of the Jurassic Ammonitina. – *In*: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (Hrsg.): The Ammonoidea. – System. Assoc., spec. Vol., **18/5**: 101–155; London & New York.

DORN, P. (1939): Stratigraphisch-paläontologische Untersuchungen im mittleren und oberen Dogger der Frankenalb. – N. Jb. Min., Geol., Paläont., Beil.-Bd., B, **82**: 161–314, 14 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

FISCHER, J.-C. (1994): Révision critique de la Paléontologie française d'ALCIDE D'ORBIGNY. – 1, Céphalopodes jurasiques. XII+340 S., 90 Taf., 1 Abb.; Paris, Milan & Barcelona (Masson).

GALÁCZ, A. (1994): The age of the ammonite fauna from the classic Middle Jurassic locality of Swinitza (Banat, Romania). – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 167–179, 3 Taf., 1 Abb.; Roma.

GROSSOUVRE, A. DE (1919): Bajocien-Bathonien dans la Nièvre. – Bull. Soc. géol. France, 4 sér., **18**: 337–459, 4 Taf.; Paris.

HAHN, W. (1968): Die Oppeliidae BONARELLI und Haploceratidae ZITTEL (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. - Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **10**: 7-72, 5 Taf., 10 Abb.; Freiburg i. Br.

– (1970): Die Parkinsoniidae S. BUCKMAN und Morphoceratidae HYATT (Ammonitina) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **12**: 7–62, 8 Taf., 8 Abb.; Freiburg i. Br.

INNOCENTI, M., MANGOLD, C., PAVIA, G. & TORRENS, H. S. (1988): A proposal for the formal ratification of the basal boundary stratotype of the Bathonian Stage based on a Bas Aurans section (S. E. France). – *In*: ROCHA, R. B. & SOARES, A. F. (Hrsg.): 2nd Int. Symp. Jurassic Stratigr., **1**: 333-346, 4 Abb.; Lisboa.

MACHALSKI, M. (1987): Paradies der Ammoniten: Der Polnische Jura. – Fossilien, **1997**/3: 142–149, 11 Abb.; Korb.

MANGOLD, C. (1970): Morphoceratidae (Ammonitina-Perisphinctaceae) Bathoniens du Jura méridonal de la Nièvre et du Portugal. – Geobios, **3**: 43–130, 5 Taf., 38 Abb.; Lyon.

– (1981): Le Bathonien de l'Est du Subbétique (Espagne du Sud). – Cuad. Geol., **10**: 271–281, 7 Abb.; Granada.

– (1990): Le Bathonien du Cap Mondego (N de Figueira da Foz, Portugal); biochronologie et corrélations. – Cah. Univ. Cathol. Lyon, sér. Sci., **4**: 89–105, 9 Abb.; Lyon.

– (1993): Une simplification de la nomenclature chez les Tulitidae (Ammonitina, Perisphinctaceae): *Rugiferites* BUCKMAN, 1921 est un synonyme subjectif plus récent de *Bullatimorphites* BUCKMAN, 1921. – Comptes Rend. Acad. Sci. Paris, sér. 2, **316**: 1017–1022, 1 Abb.; Paris.

MANGOLD, C., POIROT, É., LATHUILIÈRE, B. & LE ROUX J. (1994): Biochronologie du Bajocien supérieur et du Bathonien de Lorraine (France). – Geobios, Mém. spéc., **17**: 343–349, 2 Abb.; Lyon.

MANGOLD, C. & RIOULT, M. (1997): Bathonien. – *In*: CARIOU, É. & HANTZPERGUE, P. (coord.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. - Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém., **17**: 134–139, 3 Taf., 1 Tab.; Pau.

PAGE, K. N. (1996): Observations on the succession of ammonite faunas in the Bathonian (Middle Jurassic) of South-West England, and their correlation with a Sub-mediterranean „Standard Zonation“. – Proc. Ussher Soc., **9:** 45–53, 3 Abb.; Callington/Cornwall.

Sandoval, J. (1983): Bioestratigrafía y paleontología (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Beticas. - Tesis doctoral Univ. Granada. XIV+613 S., 72 Taf., 156 Abb.; Granada.

Schairer, G. (1994): *Polysphinctites polysphinctus* Buckman aus dem Parkinsonien-Oolith (Mittlerer Jura) von Sengenthal. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34:** 159–162, 1 Abb., 1 Tab.; München.

Schlegelmilch, R. (1985): Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. 284 S., 59 Taf., 15 Abb.; Stuttgart & New York (Fischer).

Seyed-Emami, K., Schairer, G. & Alavi-Naïni, M. (1989): Ammoniten aus der unteren Dalichai-Formation (Unterbathon) östlich von Semnan (SE-Alborz, Iran): – Münchner geowiss. Abh., A, **15**: 79-91, 3 Taf., 4 Abb., 1 Tab.; München.

Quenstedt, F. A. (1856–57): Der Jura. 842 S., 45 Abb., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

Sturani, C. (1967): Ammonites and Stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area (South-eastern France, Dept. Basses-Alpes). – Boll. Soc. Paleont. Ital., **5**: 3–57, 24 Taf.; Modena.

Torrens, H. S. (1971): Standard zones of the Bathonian. – *In*: Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1967.– Mém. B. R. G. M., **75**: 581–604, 2 Tab.; Paris.

– (1987): Ammonites and Stratigraphy of the Bathonian rocks in the Digne-Barrême area (South-Eastern France, Dept. Alpes de Haute Provence). – Boll. Soc. Paleont. Ital., **26**: 93–108, 9 Taf., 2 Abb.; Modena.

Westermann, G. (1958): Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschlands. – Beih. Geol. Jb., **23:** 1–103, 49 Taf.; Hannover.

Westermann, G. E. G. & Callomon, H. J. (1988): The Macrocephalitinae and associated Bathonian and Early Callovian (Jurassic) ammonoids of the Sula Islands and New Guinea. – Palaeontographica, A, **203**: 1–90, 19 Taf., 24 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Westermann, G. E. G., Corona, R. & Carrasco, R. (1984): The Andean mid-Jurassic *Neuqueniceras* ammonite assemblage of Cualac, Mexico. – Geol. Assoc. Canada, spec. Pap., **27**: 99–112, 3 Taf., 2 Abb.; Toronto.

Westermann, G. E. G. & Hillebrandt, A. v. (1995): A Late Bathonian morphoceratid (Jurassic, Ammonitina) from Peru. - Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **35**: 27-37, 1 Taf., 2 Abb.; München.

Wetzel, W. (1937): Studien zur Paläontologie des nordwestdeutschen Bathonien. – Palaeontographica, A, **87**: 77–155, 6 Taf.; Stuttgart.

– (1950): Fauna und Stratigraphie der Württembergica-Schichten insbesondere Norddeutschlands. – Palaeontographica, A, **99**: 61–120, 3 Taf.; Stuttgart.

Zakrzewski, A. J. A. (1887): Die Grenzschichten des Braunen zum Weißen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **43**: 87–141, 2 Taf.; Stuttgart.

Anschriften der Verfasser:
Volker Dietze, Benzstr. 9, D-73469 Riesbürg-Pflaumloch.
Thomas Krieger, Venedigerweg 6, D-92507 Nabburg.
Dr. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde,
Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Fig. 1. *Oecoptychius subrefractus* (Buckman) [m]. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3. – a, b: Seitenansichten (a: x1, b: x1,5), c, d: Ventralansichten (x1,5) SMNS 63236 (ex coll. V. Dietze).

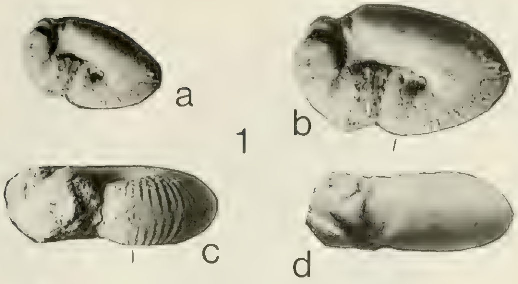
Fig. 2. *Oecoptychius* sp. [m] (leicht pathologische Extremform von *O. subrefractus*). Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3. – a, b: Seitenansichten (a: x1, b: x1,5). SMNS 63237 (ex coll. V. Dietze).

Fig. 3. Faziesstück mit *Oecoptychius subrefractus* (Buckman) („O") und *Parkinsonia (Oraniceras)* sp. („P") Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3. SMNS 63238 (ex coll. V. Dietze). – x1.

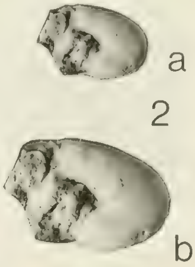
Fig. 4. *Prohecticoceras bisculptum* (Oppel) [?M]. Mittel-Bathonium, Morrisi-Zone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 5. SMNS 63239 (leg. T. Krieger). – x1.

Fig. 5–9 *Polysphinctites secundus* (Wetzel) [m]. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Tenuiplicatus-Subzone, Wöllmannsbach SW Schwandorf/Oberpfalz. SMNS 63240/1–5 (ex coll. T. Krieger). – x1.

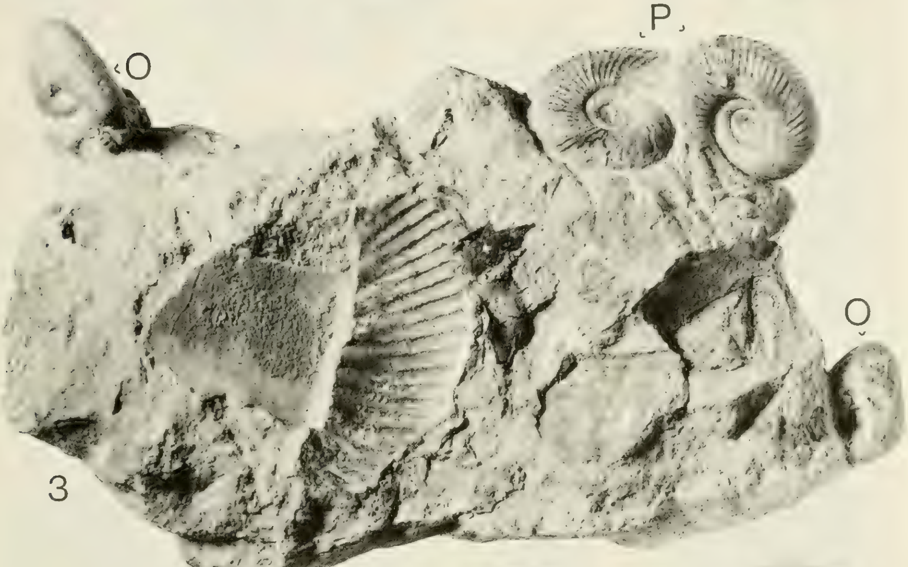
Fig. 10–11 *Polysphinctites secundus* (Wetzel) [m]. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Tenuiplicatus-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3. SMNS 63241/1–2 (ex coll. G. Ermer).



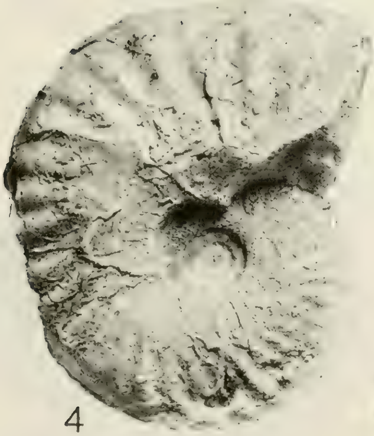
1



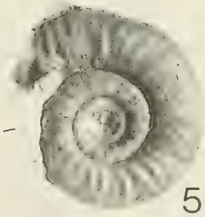
2



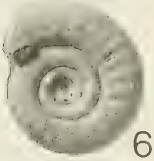
3



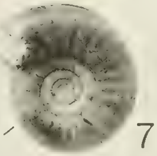
4



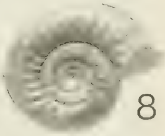
5



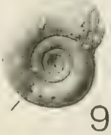
6



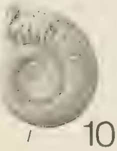
7



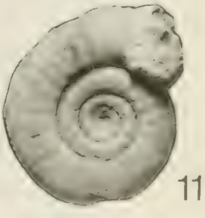
8



9



10

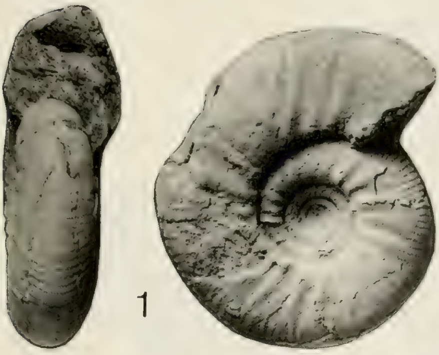


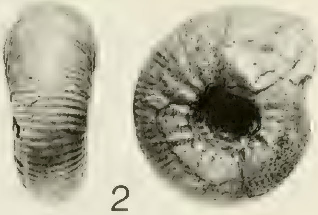
11

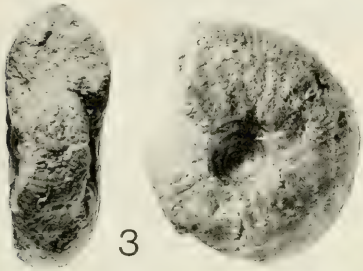
Tafel 2

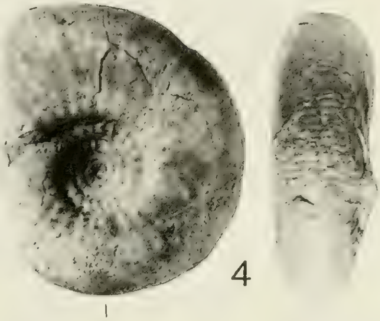
Fig. 1–6. *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) [M]. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Tenuiplicatus-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3. SMNS 63242/1–4 (leg. G. Ermer), SMNS 63243/1–2 (ex coll. T. Krieger). – x1.

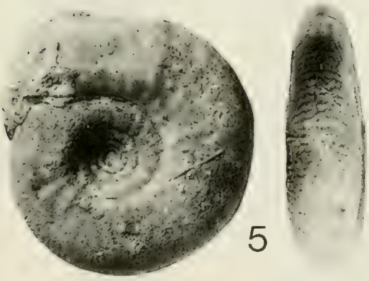
Fig. 7–8. *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) [M]. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Tenuiplicatus-Subzone, Wöllmannsbach SW Schwandorf/Oberpfalz. SMNS 63244/1–2 (ex coll. T. Krieger). – x1.

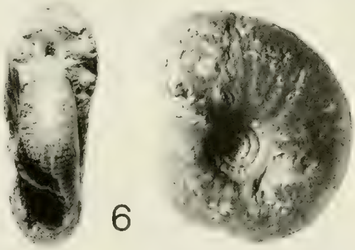

1

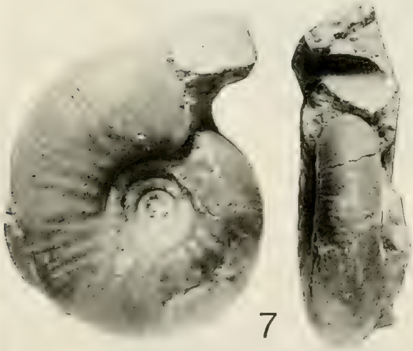

2

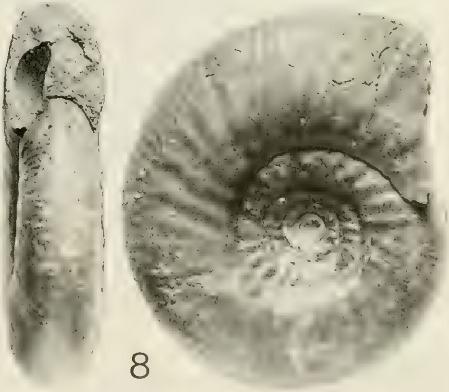

3


4


5


6

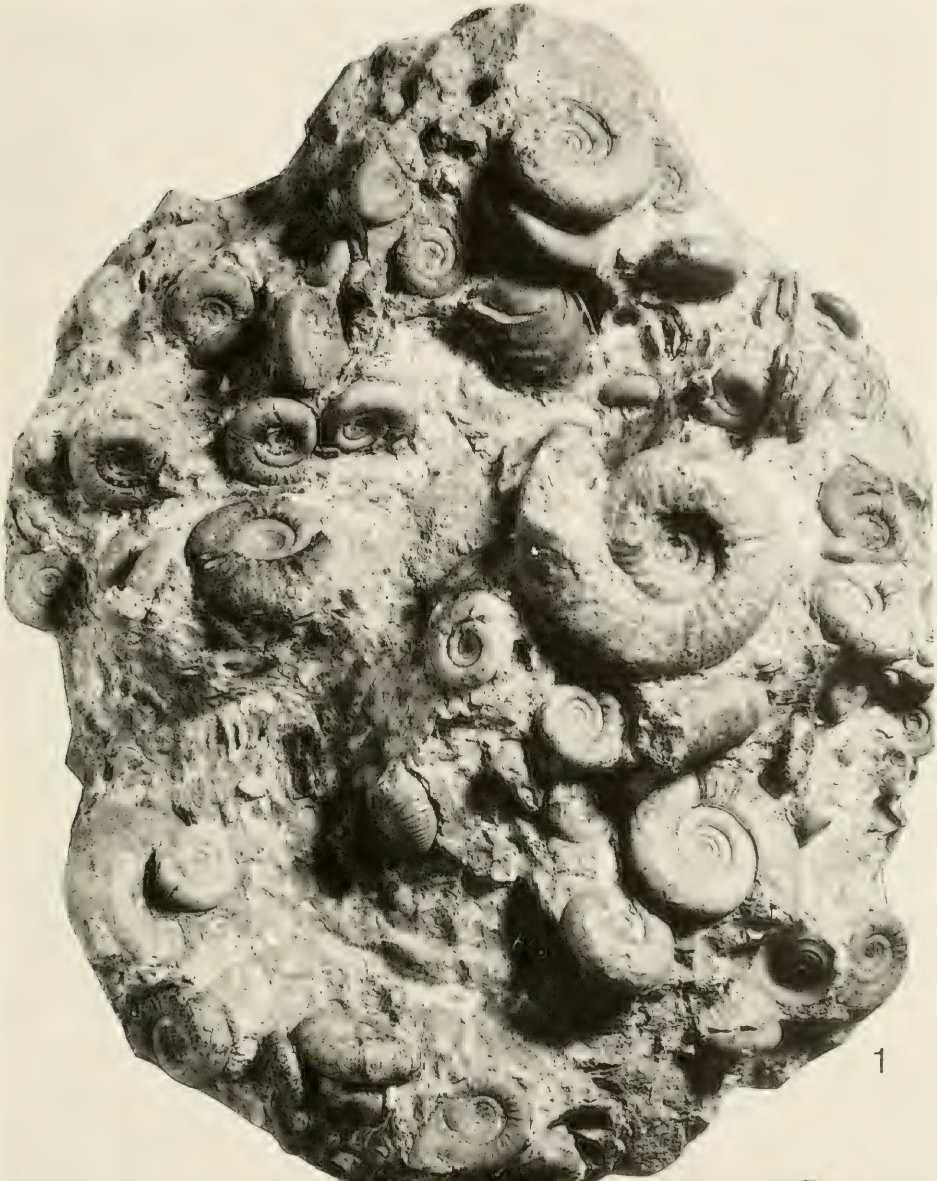

7


8

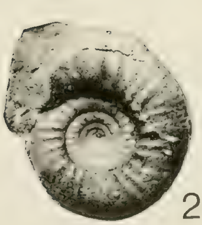
Tafel 3

Fig. 1. Faziesstück mit zahlreichen Exemplaren von *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) [M] und *Polysphinctites secundus* (Wetzel) [m]. – x1.

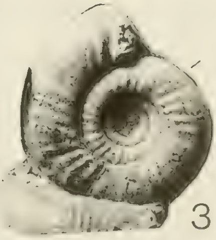
Fig. 2-3. *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) [M], Detailausschnitte von Fig. 1. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Tenuiplicatus-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3. SMNS 63245 (ex coll. V. Dietze). – x1.



1



2



3

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. B | Nr. 246 | 29 S., 5 Taf., 2 Abb., 2 Tab. | Stuttgart, 31. 7. 1997

Die Ammonitengattungen *Simocosmoceras* Spath und *Pseudhimalayites* Spath (Aspidoceratidae) im süddeutschen Oberjura

The ammonite genera *Simocosmoceras* Spath and *Pseudhimalayites* Spath (Aspidoceratidae) in the Late Jurassic of Southern Germany

Von Günter Schweigert, Stuttgart

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Mit 5 Tafeln, 2 Abbildungen und 2 Tabellen

Abstract

The new ammonite species *Simocosmoceras paradoxum* n. sp. is described from the Divisum Zone (Lacunosamergel Formation) of the Swabian Upper Jurassic. The taxonomic affinities of the genus *Simocosmoceras* Spath are discussed. It is supposed to be an aspidoceratid, the microconch counterpart of *Pseudhimalayites* Spath. The presumably corresponding macroconch of *S. paradoxum* n. sp. is represented by *Ammonites uhlandi* Oppel 1863. The latter is included in the genus *Pseudhimalayites* Spath because of its sculptural development, which differs from that of *Orthaspidoceras* and also from that of the ribbed aspidoceratids of the genus *Toulisphinctes* Sapunov. A neotype is designated for *Ammonites uhlandi* Oppel.

Another species of *Pseudhimalayites*, *P. corona* (Quenstedt 1846), hitherto only poorly known from Southern Germany and from Madagascar (= „*Paraspidoceras*“ *magdalenae* Collignon) is reported from the Late Oxfordian (Bimammatum Zone, Hauffianum Subzone). From the Eudoxus Zone, the new species *Pseudhimalayites checai* n. sp. is introduced. It represents a phylogenetic link between the early pseudhimalayitids of the Late Oxfordian/Early Kimmeridgian and *Pseudhimalayites steinmanni* (Haupt 1907) from the Early Tithonian Semiforme Zone. The latter species is shown to be a junior synonym of „*Cosmoceras*“ *subpretiosum* Uhlig 1878.

Finally, a brief overview is given on the state of knowledge of the sexual dimorphism within some Late Jurassic aspidoceratids.

Zusammenfassung

Aus der Divisum-Zone (Lacunosamergel-Formation) des Schwäbischen Jura wird die neue Ammonitenart *Simocosmoceras paradoxum* n. sp. beschrieben. Ihre verwandtschaftlichen Beziehungen werden diskutiert und die Gattung *Simocosmoceras* Spath als mikroconcher Aspidoceratide angesehen, deren mutmaßlich zugehöriger makroconcher Partner die Gattung *Pseudhimalayites* Spath darstellt. Der zugehörige makroconche Partner von *S. paradoxum*

n. sp. ist offensichtlich *Ammonites uhlandi* Oppel 1863. Letztere Art wird zur Gattung *Pseudhimalayites* Spath gestellt und ein Neotypus designiert. Die Skulpturentwicklung von *Pseudhimalyites uhlandi* unterscheidet sich von derjenigen der Gattung *Orthaspidoceras* Spath und auch von derjenigen bei berippten Aspidoceraten der Gattung *Toulisphinctes* Sapunov.

Eine weitere, bisher nur aus Süddeutschland und Madagaskar (= „*Paraspidoceras*" *magdalenae* Collignon) spärlich belegte Art der Gattung *Pseudhimalayites*, *P. corona* (Quenstedt 1846) stammt aus dem Ober-Oxfordium (Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone). Aus der Eudoxus-Zone wird die neue Art *Pseudhimalayites checai* n. sp. beschrieben. Sie stellt ein Bindeglied zwischen den frühen Pseudhimalayiten des Ober-Oxfordiums/Unter-Kimmeridgiums und *Pseudhimalayites steinmanni* (Haupt 1907) aus dem Unter-Tithonium (Semiforme-Zone) dar. Letztere Art ist ein jüngeres Synonym von „*Cosmoceras*" *subpretiosum* Uhlig 1878.

Schließlich wird eine kurze Übersicht über den derzeitigen Kenntnisstand zum Dimorphismus bei einigen oberjurassischen Aspidoceratengruppen gegeben.

1. Einleitung

Immer wieder kann man feststellen, daß manche Ammonitengruppen mit voll ausgebildeten charakteristischen Merkmalen plötzlich erscheinen, ohne daß Vorläufer bekannt wären. Man muß in solchen Fällen wohl annehmen, daß diese sich in einer anderen, wenig erforschten Faunenprovinz entwickelt haben, um erst bei günstigen Bedingungen schließlich aus ihrem ursprünglichen Areal ausbrechen zu können. Bei ohnehin seltenen Gattungen ist deren phylogenetische Herleitung besonders schwierig. Gelegentlich kann man die Wurzel einer solchen Gruppe aber durch zufällige Funde von scheinbar „exotischen" Ammonitenformen erhellen.

Im Oberjura der westlichen Schwäbischen Alb und besonders im fossilreichen Lochengebiet wurden bereits früher immer wieder ungewöhnliche Ammoniten gefunden (z. B. Fischer 1913), die dann erst viel später auch in anderen Juraregionen

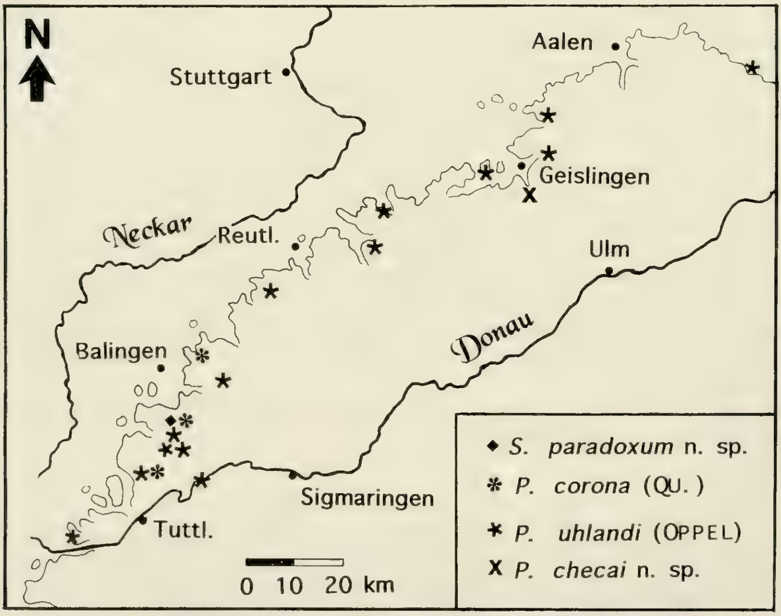


Abb. 1. Fundorte von *Simocosmoceras* und *Pseudhimalayites* im Schwäbischen Jura.

entdeckt wurden. Im vorliegenden Fall lag ein sehr eigentümlicher Ammonitenrest jahrzehntelang in einer Sammlungsschublade, ehe seine Bedeutung erkannt werden konnte. Das Stück stammt aus der Lacunosamergel-Formation (= Weißjura gamma) der „Bittenhalde" (= „Kurze Steige") bei Tieringen, einem früher bekannten Fundplatz für Weißjurafossilien im Lochengebiet (Abb. 1, vgl. Schweizer 1967).

Abkürzungen im Text: SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, GPIT = Geol.-Paläont. Institut der Universität Tübingen, BSPM = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München, D = Durchmesser, Wh = Windungshöhe, Wb = Windungsbreite, Nw = Nabelweite, Ar/2 = Außenrippen pro halbem Umgang, K/2 = Lateralknoten pro halbem Umgang, [m] = mikroconche Ammonitenart, [M] = makroconche Ammonitenart.

Dank

Für anregende Diskussionen über Aspidoceraten danke ich den Herren Dr. A. Bonnot (Poitiers), Prof. Dr. J. H. Callomon (London), Dr. A. Checa (Granada), Prof. Dr. R. Enay (Lyon), Dr. G. Dietl und Prof. Dr. B. Ziegler (beide Stuttgart). Herrn Prof. Dr. H. Rieber (Zürich) sei weiterhin für die freundliche Überlassung eines interessanten Ammonitenabdrucks aus der Sammlung seines Vaters herzlich gedankt. Den Herren Dr. R. Wild (Stuttgart) sowie Dr. F. und H. Martin (Kronach) verdanke ich die Kenntnis einiger interessanter Ammonitenfunde aus dem Malm von Nordfranken und wichtiger Informationen über deren Fundumstände. Die Herren Prof. Dr. H. Genser (Freiburg), Dr. A. Liebau (Tübingen), Dr. M. Sander (Bonn), Dr. G. Schairer (München) sowie Frau Dr. M. Pika-Biolzi (Zürich) halfen bei der Suche nach dem Verbleib von Typenmaterial und ermöglichten freundlicherweise die Ausleihe von Sammlungsmaterial zur Bearbeitung.

2. Das Vorkommen von *Simocosmoceras* im Unter-Kimmeridgium

Familie Aspidoceratidae Zittel 1895
Unterfamilie Physodoceratinae Schindewolf 1925

Gattung *Simocosmoceras* Spath 1925 [m]

Typusart: *Ammonites adversus* Oppel.

Simocosmoceras paradoxum n. sp.

Taf. 1, Fig. 1

Holotypus: Original zu Taf. 1, Fig. 1, SMNS 26238, aus Coll. Waidelich.

Locus typicus: Bittenhalde bei Tieringen (Lochengebiet).

Stratum typicum: Lacunosamergel-Formation (Weißjura gamma), Unter-Kimmeridgium, Divisum-Zone.

Derivatio nominis: nach dem Manuskriptnamen F. Berckhemers, der das Stück für eine sehr eigentümliche neue Art der Gattung *Sutneria* hielt.

Material: 1 Exemplar (Holotypus). Ein weiteres, von F. Berckhemer mit vorliegendem verglichenes Exemplar soll einer handschriftlichen Etikettennotiz Berckhemers zufolge ebenfalls aus dem Weißjura Ober-Gamma (Divisum-Zone) gestammt haben, ist aber im 2. Weltkrieg verbrannt.

Maße (D, Wh, Nw, Wb in mm):

	D	Wh	Nw	Wb	Ar/2
Holotypus	18,5	7,8	4,8	11,0	11

Diagnose. – Engnabelige Art der Gattung *Simocosmoceras* mit ausschließlich einfachen Rippen und einem Berippungsstadium mit paarigen ventralen Stachelknoten vor dem glatten Adultstadium. Wohnkammer stark exzentrisch abgewinkelt.

Beschreibung. – Beim Holotypus handelt es sich um einen körperlich erhaltenen, beinahe vollständigen Steinkern aus einem grauen Mergelkalk. Die Kammern sind von grobem, oberflächlich etwas rostigem Kalzit erfüllt, weswegen sich die Lobenlinie nicht genauer rekonstruieren läßt. Die Gehäuseskulptur besteht aus einfachen Rippen und Knoten. Die recht scharfen Rippen verlaufen zunächst radial bis leicht recticostat, verdicken sich etwas auf der Flankenmitte und ziehen nach vorn. Auf der abgeflachten Ventralseite schwingen sie wieder zurück. Die Wohnkammer trägt auf der Ventralseite 8 Paare von Stachelknoten, die auf den Rippen sitzen und radial abstehen. Die Rippen schwächen sich auf der Ventralseite zwischen den nebeneinanderliegenden Knoten etwas ab, sind aber nicht ganz unterbrochen. Nach einem auffälligen Wohnkammerknick verschwinden die Knoten wieder, so daß die letzten 4 Rippen der Wohnkammer keine Knoten mehr tragen. Die Rippen auf der Flanke schwächen sich ebenfalls ab und verschwinden schließlich ganz. Die Mündung verengt sich dabei deutlich. Auf einer Flanke schwingen die Anwachsstreifen am Mundsaum in der Mitte etwas vor, was auf das Vorhandensein einer Mündungsapophyse schließen läßt. Diese ist jedoch abgebrochen.

Differentialdiagnose. – Am ähnlichsten ist der von Cresta & Pallini (1984) als Holotypus ihrer neuen Art *Simocosmoceras pampalonii* abgebildete Ammonit aus dem Unter-Tithonium (Taf. 1, Fig. 2), der sich durch vorwiegend bifurkierende Rippen und eine stärkere knötchenartige Verdickung auf der Flankenmitte unterscheidet. Die mikroconche Gattung *Amoebopeltoceras* trägt ebenfalls stachelbewehrte Rippen, ist aber wesentlich evoluter, besitzt einen Kiel und bildet keinen Wohnkammerknick aus (vgl. Schweigert 1995). Von der in der Platynota-Zone auftretenden Art *Sutneria platynota* (Reinecke) unterscheidet sich *Simocosmoceras paradoxum* n. sp. durch das vollständige Fehlen von Spaltrippen und die Ausrichtung der Stacheln in Verlängerung der Aufrollungsebene.

3. Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Simocosmoceras* Spath

Die mikroconche Ammonitengattung *Simocosmoceras* Spath wurde von Cresta & Pallini (1984) revidiert. Dabei übersahen diese Autoren allerdings die Art „*Cosmoceras*“ *subpretiosum*, die von Uhlig (1878) anhand eines Exemplars aus dem Tithonium von Rogoznik in den polnischen Karpaten aufgestellt worden war. Eine Reproduktion von dessen Abbildung wurde von Malinowska (1988, Taf. 143, Fig. 6) erneut dargestellt und die Art zur Gattung *Simocosmoceras* gestellt. Bei diesem stark bedornten Stück (Taf. 1, Fig. 4) steht bereits skulpturell die Aspidoceraten-Natur außer Zweifel. Die Ventralseite trägt knotenartige Rippenverdickungen, die einander nicht streng paarweise gegenüberstehen, sondern etwas alternieren. Auf der Flanke ist eine Reihe langer, seitlich abstehender Stacheln ausgebildet. Auffällig ist die rascher zunehmende Windungsbreite im Vergleich zum Lectotypus von *Simocosmoceras adversum* (Taf. 1, Fig. 3). Nach diesen Merkmalen stimmt „*Cosmoceras*“ *subpretiosum* Uhlig offensichtlich mit der ursprünglich aus Argentinien beschriebenen Art *Pseudhimalayites steinmanni* (Haupt) überein, was bisher niemandem aufgefallen zu sein scheint. Letztere Art wurde in der Semiforme- bzw. Verruciferum-Zone der westlichen Tethys verbreitet nachgewiesen (vgl. Checa 1985). Die Semiforme-Zone stellt ein zeitliches Äquivalent der von Olóriz (1978) eingeführten Verruciferum-Zone dar. Wie bereits Checa (1985) darlegte, besitzt *Pseudhimalayites steinmanni* im juvenilen Stadium auf der Flanke nur eine laterale Knotenreihe, während eine zweite umbilikale erst in einem späteren Stadium ausgebildet wird. Eine juvenile Innenwindung, die nur das erste Skulpturstadium mit einer lateralen Knotenreihe besitzt, wurde bereits von Zittel (1870, Taf. 31, Fig. 3a–c) als „*Aspidoceras zeuschneri*" von Rogoznik abgebildet. Eine Nachuntersuchung des Lectotypus von *Pseudhimalayites steinmanni* (Taf. 2, Fig. 1), der sich nicht mehr, wie in der Originalpublikation angegeben, in Freiburg i. Br., sondern in Bonn befindet, ergab, daß vereinzelte unregelmäßige umbilikale Knötchen schon etwas früher einsetzen, als es auf der Abbildung wiedergegeben wurde. Der Zeitpunkt des Einsetzens der umbilikalen Knötchen scheint allerdings recht variabel zu sein. Vigh (1984) führte für relativ große Stücke mit nur einer lateralen und zusätzlich einer ventralen Knotenreihe von der ungarischen Lokalität Lókút den neuen Artnamen *Pseudhimalayites kondai* ein. Es ist im Moment unklar, ob sich diese Art möglicherweise als besondere Chronospezies erweist, oder ob, was wahrscheinlicher erscheint, solche Stücke in *P.* „*steinmanni*" (= *P. subpretiosum*) einbezogen werden können.

Kutek & Wierzbowski (1986) untersuchten neues Material von *Simocosmoceras* aus dem berühmten Juraaufschluß der Klippe von Rogoznik in den polnischen Karpaten. Sie gaben das Auftreten mehrerer Arten dieser Gattung an, die alle aus der Semiforme-Zone des Unter-Tithoniums stammen. Diese Autoren übersahen ebenfalls die Arbeit von Uhlig (1878). Die Art *Pseudhimalayites subpretiosum* (Uhlig) kommt aber nicht nur gleichzeitig mit *Simocosmoceras* vor, sondern schließt auch morphologisch eng an diese Mikroconche an, wie insbesondere der Vergleich mit der Art *Simocosmoceras pampalonii* Cresta & Pallini aus der Verruciferum-Zone der Apenninen eindrucksvoll zeigt. In Argentinien, von wo die Art „*Aspidoceras*" *steinmanni* von Haupt (1907) ursprünglich beschrieben worden war, wurde mittlerweile auch *Simocosmoceras adversum* nachgewiesen, ohne daß deren Aspidoceraten-Verwandtschaft geschweige denn der Dimorphismus erkannt worden wären, obwohl beide Arten nicht nur an demselben Fundort, sondern sogar in derselben Schicht zusammen vorkommen (Leanza & Olóriz 1987). In den veronesischen Alpen wurden *Simocosmoceras* und *Pseudhimalayites* gleichfalls zusammen vorkommend in einer submarinen Spaltenfüllung nachgewiesen (Benetti et al. 1990). Aus derselben Gegend wurde auch ein größeres Exemplar von *Pseudhimalayites* beschrieben, das bemerkenswert gut mit dem Lectotypus von *P. steinmanni* aus Argentinien übereinstimmt (vgl. Benetti & Pezzoni 1985). Fozy et al. (1994) bildeten aus dem Unter-Tithonium des Gerecse-Gebirges in Ungarn Simocosmoceraten zusammen mit *Pseudhimalayites* „*steinmanni*" ab, wobei sie bei ersteren Übergangsformen zwischen den verschiedenen, bisher unterschiedenen Arten feststellen konnten. Diese Autoren stellten die Gattung *Simocosmoceras* unverständlicherweise zu den Ataxioceratinae. Aufgrund des Vorkommens intermediärer Formen und ihres gemeinsamen Auftretens stellen die Arten *Simocosmoceras simum* (Oppel), *S. catulloi* (Oppel) und *S. pampalonii* Cresta & Pallini offensichtlich nur verschiedene Zwischenglieder innerhalb der Variationsbreite der Art *S. adversum* (Oppel) dar.

Auch aus dem Unter-Tithonium von Kuba wurde jüngst anhand eines vollständigen und eines fragmentarischen Exemplars eine Art von *Simocosmoceras*, *S. pszczolkowskii*, beschrieben (Myczynski 1989). Ein unzweifelhaftes Exemplar eines „*Simo-*

cosmoceras sp." wurde aus der „Burckhardticeras"-Zone des höheren Unter-Tithoniums der Apenninen abgebildet (Checa et al. 1986). Dieses läßt sich als einziges bislang bekannt gewordenes europäisches Stück der Art *Simocosmoceras pszczolkowskii* Myczynski zuordnen. Das Fundniveau der Art in Kuba dürfte deswegen mit der westmediterranen „Burckhardticeras"-Zone zu korrelieren sein, wie es von Myczynski (1989, Abb. 13) vermutlich aus diesem Grund auch vorgeschlagen wurde. Bisher sind aus Schichten dieses Alters noch keine Pseudhimalayiten bekannt geworden.

Cresta & Pallini (1984) deuteten die von Neumayr (1873) aufgestellte Art *„Cosmoceras" nitidulum*, die aus dem Kimmeridgium („Acanthicum-Zone") von Rumänien stammen soll, als möglichen Vorläufer der Arten aus dem Unter-Tithonium. Auch Kutek & Wierzbowski (1986) diskutierten diese Möglichkeit, wollten aber andererseits eine Herleitung von der Gattung *Sutneria* Zittel über die Art *S. subeumela* Schneid wegen deren ventraler Rippenunterbrechung nicht ganz ausschließen. Bei *„Cosmoceras" nitidulum* Neumayr mit seiner sehr breiten, abgeflachten Externseite handelt es sich jedoch wohl eher um die Innenwindung eines Oppeliiden (*Hemihaploceras* oder *Zitteliceras*). Die Gattung *Sutneria* gehört ebenso wie *Simocosmoceras* auch nicht zu den Perisphinctiden, sondern zu gewissen Aspidoceraten (s.u.). Die ventralen Stacheln von *Simocosmoceras* sind indes der Gattung *Sutneria* fremd. Bei *Sutneria* trägt lediglich die Art *S. platynota* (Reinecke) kurze, ventromarginale Stacheln, die sich aus Parabelknoten entwickeln und in marginaler Richtung abstehen.

Die neue Art *Simocosmoceras paradoxum* zeigt, daß die Gattung wesentlich ältere Wurzeln besitzt, als bislang angenommen wurde. Ihr Vorkommen läßt erwarten, daß bereits im Unter-Kimmeridgium, in der Divisum-Zone, Aspidoceraten auftreten, die an die Gattung *Pseudhimalayites* angeschlossen werden können. Diese aus dem postulierten Dimorphismus abgeleitete Vermutung findet nun tatsächlich ihre Bestätigung in Gestalt der bisher nicht befriedigend systematisch einzuordnenden Aspidoceraten-Art *Ammonites uhlandi* Oppel.

4. Das Vorkommen von *Pseudhimalayites* im Kimmeridgium und Ober-Oxfordium

Gattung *Pseudhimalayites* Spath 1925 [M]

Typusart: *Aspidoceras steinmanni* Haupt (= *Cosmoceras subpretiosum* Uhlig).

Emendierte Diagnose. – Faltig berippte Aspidoceraten mit subpentagonalem Windungsquerschnitt, einer Reihe langer, spitzer, seitlich abstehender lateraler Stacheln, bei denen in späteren Skulpturstadien eine umbilikale und eine paarige ventrale Knotenreihe hinzutreten können.

Die Sutur ist bei *Pseudhimalayites* verhältnismäßig gering zerschlitzt und erinnert an die Verhältnisse bei der Gattung *Physodoceras*.

Folgende Arten werden der Gattung *Pseudhimalayites* zugerechnet: *Aspidoceras caudonense* Favre, *Paraspidoceras magdalenae* Collignon, *Ammonites corona* Quenstedt, *Ammonites corona gigas* Quenstedt, *Pseudhimalayites checai* n. sp., *Cosmoceras subpretiosum* Uhlig, *Aspidoceras steinmanni* Haupt, *Pseudhimalayites kondai* Vigh.

Pseudhimalayites uhlandi (Oppel)
Taf. 3

- * 1863 *Ammonites Uhlandi* Opp.– Oppel, S. 224.
- v non 1958 *Aspidoceras* cf. *rafaeli* (Oppel).– Buck, S. 96, Taf. 7, Fig. 5 [= *Pseudhimalayites checai* n. sp., s. u.].
- 1985 *Orthaspidoceras uhlandi* (Oppel).– Checa, S. 154, Taf. 31, Fig. 1, mit Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt.
- 1991 *Orthaspidoceras uhlandi* (Oppel).– Schlampp, S. 78, Taf. 25, Fig. 6.
- v 1994 *Orthaspidoceras uhlandi* (Opp. 1863).– Schlegelmilch, S. 130, Taf. 71, Fig. 2.

Neotypus: Orig. zu Taf. 3, SMNS 60928 (Coll. Dopatka); designiert hierin.

Oppel beschrieb ein nicht abgebildetes Stück aus einer Syntypenserie von insgesamt 13 Exemplaren. Da dieses fälschlicherweise als Holotypus der Art aufgefaßte Stück nicht mehr vorhanden zu sein schien, schlug Buck (1958, unpubl.) einen Neotypus vor, das Original zu *Ammonites inflatus quadrifinalis* in Quenstedt 1888, Taf. 114, Fig. 1. Letzterer wurde von Checa (1985: 155) als Lectotypus der Art bezeichnet. Dieses Vorgehen war jedoch nicht regelgerecht, denn das Stück stammt eindeutig nicht aus der Syntypenserie und lag auch Quenstedt (1846: 167) offenkundig noch nicht vor, dessen Beschreibung der Art *Ammonites gigas* Zieten Oppel (1863) teilweise auf Exemplare der neu aufgestellten Art *Ammonites Uhlandi* beziehbar hielt. Dieser Ansicht Oppels widersprach Quenstedt (1888: 1011) auf polemische Weise, obwohl Oppel recht gehabt haben dürfte, denn die Art *Gravesia gigas* (Zieten) besitzt keine lateralen Stacheln, wie sie von Quenstedt angegeben wurden. Eine Nachforschung nach möglichen Syntypen der Oppelschen Art in München, Stuttgart, Tübingen und Zürich ergab, daß keine Stücke mehr existieren, die als solche zweifelsfrei identifizierbar sind. Auch das erste abgebildete Stück, das der Oppelschen Art zugerechnet wurde (Loriol 1878, Taf. 19, Fig. 2), stammt zwar von einer Lokalität, von der auch Oppel ihr Vorkommen angab (Lägern/Schweiz), doch ist es aufgrund der Bemerkungen von Loriol höchst unwahrscheinlich und nicht beweisbar, daß Oppel gerade dieses Stück ebenfalls schon vorgelegen hatte. Das Stück ist darüber hinaus in der Sammlung der ETH Zürich nicht mehr vorhanden. Der seitherige illegitime „Lectotypus" von *Ammonites uhlandi* Oppel (*Ammonites inflatus quadrifinalis* Quenstedt 1888, Taf. 114, Fig. 1) wurde von Quenstedt, wenn auch irrtümlich, aus dem Weißjura δ angegeben. Contini & Hantzpergue (1975: 20), die der falschen Fundhorizontangabe Quenstedts vertrauten, wollten sogar Unterschiede zwischen einem „*Orthaspidoceras quadrifinalis* (Quenstedt)" und „*Orthaspidoceras uhlandi* (Oppel)" erkennen, ohne daß ersichtlich wird, was diese Autoren dann unter „*uhlandi*" eigentlich verstehen. Um solchen Unsicherheiten in der Artauffassung vorzubeugen, wird hier nun das von Oppel (1863: 224f.) detailliert beschriebene, aber nicht abgebildete Stück zum Lectotypus bestimmt. Da dieses nicht mehr vorhanden ist, wird das Original zu Taf. 3 zum Neotypus von *Ammonites uhlandi* Oppel designiert. Es stammt aus der Lacunosamergel-Formation (Divisum-Zone, *uhlandi*-Horizont) von Obernheim unweit der von Oppel angegebenen Fundstelle Oberdigisheim, so daß es sich beim Neotypus um einen Topotypus der Art handelt.

Maße (D, Wh, Nw, Wb in mm):

	D	Wh	Nw	Wb	Ar/2	K/2
Neotypus	265	82	104,5	95	15	8

Beschreibung. – Der adulte, mit Mundsaum erhaltene Neotypus besteht aus einem hellgrauen Steinkern mit rostbrauner Oberfläche, der nahezu körperlich erhalten ist. Lediglich im Übergang zwischen dem Phragmokon und der Wohnkammer ist eine Setzung zu beobachten, und das Gehäuse ist etwas seitlich komprimiert, wodurch die Knoten auf der Wohnkammer der freipräparierten, abgebildeten Seite scheinbar nach außen weisen. Die laterale Reihe spitzer Knoten sitzt auf der größten Windungsbreite und ist bis weit nach innen verfolgbar. Auf der nicht abgebildeten Seite des Neotypus ist lediglich die äußere Windung freigelegt.

Die Art *Pseudhimalayites uhlandi* (Oppel) besitzt auf den inneren Windungen eine einzige Reihe dichter, langer, nach außen gerichteter Knoten auf etwa 40–50% der Windungshöhe. Im Laufe der Ontogenie ziehen von den Knoten wulstige, gelegentlich aufgespaltene Rippen über die Externseite, während der Nabelabfall bis auf feine Anwachsstreifen glatt bleibt. Auf der Wohnkammer können die kräftigen Rippen im Adultstadium unterbrochen und dabei gelegentlich sogar leicht gegeneinander versetzt sein, wie es bei den von Schlegelmilch (1994, Taf. 71, Fig. 2) und Schlampp (1991, Taf. 25, Fig. 6) abgebildeten Stücken zu beobachten ist. Mit diesem Merkmal ist bereits die Ventralskulptur der untertithonischen Art *P. „steinmanni"* (= *P. subpretiosum*) angedeutet, bei der außerdem zusätzlich noch eine umbilikale Knotenreihe ausgebildet wird, und die Rippen auf der Ventralseite knotig verstärkt sind. Zusätzliche umbilikale Knoten sind bei *P. uhlandi* auch bei großwüchsigen adulten Exemplaren noch nicht entwickelt.

Bemerkungen. – Bei der auf die Art *Ammonites orthocera* d'Orbigny begründeten Gattung *Orthaspidoceras* Spath 1925 (Synonym: *Benetticeras* Checa 1985), zu der *Ammonites uhlandi* Oppel zuletzt gestellt wurde, sind ausschließlich weitständige, grobe, zum Nabel hin gerichtete Umbilikalknoten vorhanden (vgl. Hantzpergue 1989: 384).

Die häufig mit *Ammonites uhlandi* Oppel synonymisierte oder zumindest in deren nächste Verwandtschaft gestellte Art *Aspidoceras garibaldii* Gemmellaro (vgl. Gemmellaro 1868: 52, Taf. 11, Fig. 1), die auch in der Divisum-Zone auftritt, läßt sich nach der Art ihrer Skulpturentwicklung und Knotenstellung weder bei *Pseudhimalayites* noch bei *Orthaspidoceras* unterbringen. Hier handelt es sich um den Vertreter einer eigenständigen Gruppe von berippten Aspidoceraten. Ihr gemeinsames Kennzeichen ist, daß zuerst eine umbilikale Knotenreihe ausgebildet wird, zu der dann in späteren Stadien laterale Knoten hinzutreten können. Bei der Gattung *Pseudhimalayites* ist es gerade umgekehrt (vgl. Abb. 2). Für diese Aspidoceraten-Gruppe ist der Gattungsname *Toulisphinctes* Sapunov 1979 verfügbar. Typusart dieser Gattung ist *T. ziegleri* (vgl. Sapunov 1959, Taf. 28, Fig. 1). Diese Art kann wohl mit *Aspidoceras rafaeli* Oppel synonymisiert werden. Letztere wurde häufig fehlinterpretiert. Typisch ist wiederum die persistierende umbilikale Knotenreihe, zu der sich erst in einem späteren Stadium gelegentlich unregelmäßige laterale Knoten hinzugesellen. Schneid (1915, Taf. 12, Fig. 5–6) bildete zwei Topotypen der Oppel'schen Art aus den Neuburger Bankkalken der südlichen Frankenalb ab. Bei dem unter demselben Namen ebenfalls von Schneid (1915, Taf. 5, Fig. 5) abgebildeten bispinosen Aspidoceraten handelt es sich hingegen um *Aspidoceras rogoznicense* (Zejszner), die Typusart der Gattung *Aspidoceras* (s. u.). Auch die von Leanza (1980, Taf. 8, Fig. 1) und Leanza & Zeiss (1990, Taf. 36, Fig. 3) aus dem höchsten Mittel-Tithonium Argentiniens beschriebenen Stücke gehören nicht, wie von Leanza & Zeiss (1990: 176) angenommen, zur *„rafaeli*-Gruppe", also zur Gattung *Toulisphinctes*, sondern

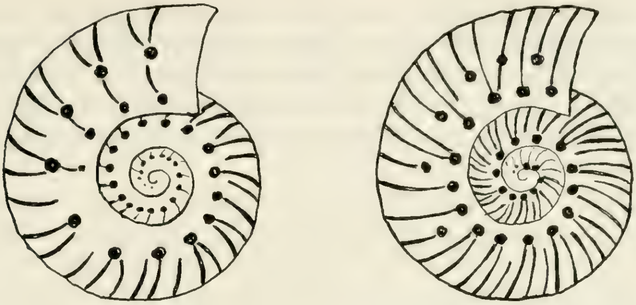


Abb. 2. Prinzip der Skulpturentwicklung in den Aspidoceraten-Gattungen *Pseudhimalayites* (links) und *Toulisphinctes* (rechts).

zu *Aspidoceras euomphalum* Steuer, einem echten Aspidoceraten. Die Art unterscheidet sich von *Ammonites rafaeli* Oppel nicht nur durch ihre sehr frühe bispinose Beknotung und ihre ansonsten nur leicht wellige Skulptur, sondern auch durch ein völlig unterschiedliches Adultstadium mit Erlöschen der Berippung (vgl. hingegen Schneid 1915, Taf. 12, Fig. 5).

Die Gattung *Pseudhimalayites* unterscheidet sich von *Toulisphinctes* weiterhin durch eine wesentlich größere Windungsbreite im Verhältnis zur Windungshöhe. Vorläufig sind die folgenden Arten in die Gattung *Toulisphinctes* zu stellen:

Ammonites rafaeli Oppel 1863
Aspidoceras garibaldii Gemmellaro 1868
Ammonites inflatoides Quenstedt 1888
Aspidoceras alamitocensis Aguilera *in*: Castillo & Aguilera 1895
Toulisphinctes ziegleri Sapunov 1979

Die von Geyer (1963, Taf. 17, Fig. 5) und Finkel (1992, Abb. 81) abgebildeten angeblichen Innenwindungen oder Jugendexemplare von „*Orthaspidoceras* cf. *uhlandi*“ aus der spanischen Divisum-Zone besitzen nur umbilikale Knoten und gehören demnach zur Gattung *Toulisphinctes* und nicht zu *Pseudhimalayites uhlandi*.

Im süddeutschen Malm scheint die Art *Pseudhimalayites uhlandi* auf einen einzigen Faunenhorizont der Divisum-Zone unmittelbar im Liegenden der Balderum-Bänke beschränkt zu sein (vgl. Oppel 1863: 225; Haizmann 1902: 513; Veit 1936: 88; Aldinger 1942: 131; Zeiss 1964: 112). Grünvogel (1914: 22) sprach zum erstenmal von einer „Zone des *Ammonites Uhlandi*“ im Sinne eines Ammoniten-Faunenhorizonts im heutigen Gebrauch. Die Art kann hingegen zumindest in Südwestdeutschland nicht, wie es von Atrops (1982: 235) angenommen wurde, der Ammonitenfauna des *balderum*-Horizonts selbst zugerechnet werden. Gygi & Persoz (1986: 424) gaben im Schweizer Jura sogar das Vorkommen von „*Aspidoceras uhlandi*“ über *Idoceras balderum* an. Möglicherweise sind die abweichenden Fundschichtangaben auf die verbreiteten Verwechslungen von *P. uhlandi* mit *Toulisphinctes garibaldii* bzw. *inflatoides* zurückzuführen.

Mit dem Nachweis von *Simocosmoceras* und *Pseudhimalayites* schon in der Divisum-Zone ist deren Herkunft trotzdem weiterhin unklar. Der eigentümliche Beknotungsstil von *Pseudhimalayites uhlandi* (Oppel) findet sich jedoch bereits in der höheren Bimammatum-Zone bei *Ammonites corona* (Quenstedt) vor, wie im Folgenden ausgeführt wird. Die Herleitung von „*Orthaspidoceras*“ gr. *uhlandi* von bispinosen Aspidoceraten der *binodum*-Gruppe, wie sie von Hantzpergue (1989, Fig. 135) vertreten wurde, kann damit ausgeschlossen werden. Sehr wahrscheinlich stellt der von Favre (1876, Taf. 6, Fig. 3) aus Schichten mit wahrscheinlich Unter-Oxfordium-Alter der Westschweiz beschriebene *Ammonites (Aspidoceras) caudonensis* einen sehr frühen Vertreter dieser Gruppe dar.

Pseudhimalayites corona (Quenstedt)

Taf. 4, Fig. 1–2

v* 1846 *Ammonites corona*.– Quenstedt, S. 178f., Taf. 14, Fig. 3.
v 1857 *Ammonites corona*.– Quenstedt, S. 617, Taf. 76, Fig. 10.
v 1887 *Ammonites corona*.– Quenstedt, S. 878, Taf. 94, Fig. 48, non Fig. 49.
v 1888 *Ammonites corona gigas*.– Quenstedt, S. 1017, Taf. 96, Fig. 11.
v 1959 *Paraspidoceras magdalenae* nov. sp.– Collignon, Taf. 95, Fig. 364.
v 1962 *Paraspidoceras* (?) *corona* (Quenstedt).– Zeiss, S. 29, Taf. 4, Fig. 8; non Taf. 4, Fig. 12–13.
v 1973 *Euspidoceras (Epaspidoceras) gigas*.– Ziegler, S. 32.
v 1994 *Euspidoceras* (?) *gigas*.– Schlegelmilch, S. 122, Taf. 65, Fig. 5.
v 1994 *Paraspidoceras* ? *corona* (Qu. 1846).– Schlegelmilch, S. 125, Taf. 67, Fig. 4.

Holotypus: Orig. zu Quenstedt 1846, Taf. 14, Fig. 3 (durch Monotypie), GPIT.

Locus typicus: Schwäbische Alb; genauer Fundort des Holotypus unbekannt.

Stratum typicum: Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone, vermutlich „*tizianiformis*-Horizont“.

Vorkommen: Süddeutschland (westliche Schwäbische Alb, nördlicher Frankenjura), Madagaskar.

Material: Holotypus, Orig zu *Ammonites corona gigas* Quenstedt, 1 Abdruck vom Hundsrücken bei Balingen aus der Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone; 2 Exemplare aus der Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone von Kirchleus bei Kronach (Stbr. Heublein), nördliche Frankenalb (Privatsammlung Martin, Kronach).

Maße (D, Wh, Nw, Wb in mm):

	D	Wh	Nw	Wb	Ar/2	K/2
Holotypus	24,7	9,3	8,8	13,8	10	10
Qu. 1888, Taf. 96/11	130	46	57	56	12	12
Holotypus *P. magdalenae*	81	30	33	50	(11)	11
Expl. Slg. Martin I	140	48	58	~66	(13)	13
Expl. Slg. Martin II	~ 110	38	69	58	(11)	11
	180	55	80	(63)	(11)	11

Diagnose. – Art der Gattung *Pseudhimalayites*, bei der bis zum Adultstadium nur eine Knotenreihe ungefähr auf der Flankenmitte ausgebildet wird. Die ohne Verdickung oder Unterbrechung über die Ventralseite ziehenden kräftigen Rippen spalten nicht auf.

Beschreibung. – Holotypus, siehe Zeiss 1962, S. 29.

Exemplar Quenstedt 1888, Taf. 96, Fig. 11 (= Holotypus von *Ammonites corona gigas*. Quenstedt): Es handelt sich um einen leicht seitlich verdrückten, hellgrauen Steinkern. Die Innenwindungen sind weitgehend erhalten. Nach der Spurlinie zu urteilen, bestand die Wohnkammer aus einem halbem Umgang, von dem die Hälfte noch erhalten ist. Die Skulptur besteht aus einer dichten Reihe spitzer, teilweise abgebrochener, ursprünglich schwach nach innen gebogener Lateralknoten auf Höhe der Flankenmitte, von denen wulstige Rippen ausgehen, die ohne Abschwächung leicht prorsiradiat über die konvexe Externseite schwingen. Die fast glatte Nabelwand weist lediglich feine Anwachsstreifen auf, aus denen sich wenig unterhalb der Knoten allmählich Falten herausbilden. Im Adultstadium entwickeln sich aus den Falten einfache Rippen.

Bemerkungen. – *Ammonites corona* Qu. besitzt keine breiten, spatelförmigen Knoten, wie sie für die Gattung *Paraspidoceras* charakteristisch sind, sondern eine dichte Reihe von spitzen Stacheln auf der Flanke, die leicht einwärts gekrümmt sind. Die Art ist auf ein juveniles Einzelstück begründet. Der Fundort dieses Holotypus ist nicht bekannt. Seine Fundschicht wurde ursprünglich (Quenstedt 1846, 1858) mit „mittlerem Weißem Jura“ angegeben. Erst später (Quenstedt 1887) taucht in den Tafelerläuterungen die Angabe auf, es stamme aus dem Weißjura alpha vom Lochengründle. Diese Angabe beruht vermutlich auf einem Irrtum desjenigen, der die Quenstedtschen Textangaben in die Tafelerläuterungen übertrug. Im Text erwähnt Quenstedt nämlich weiterhin keinen Fundort, beschreibt aber einen anderen kleinen Aspidoceraten vom Lochengründle (Taf. 94, Fig. 48) unter demselben Namen. Letzteres Stück unterscheidet sich nicht nur im deutlich schmäleren, eher hochrechteckigen Windungsquerschnitt, sondern auch im Auftreten einer zweiten Knotenreihe auf der umbilikalen Flanke. Bei diesem Stück handelt es sich um eine Innenwindung von *Clambites hypselus* (Oppel), wie sie am Lochengründle nicht selten gefunden werden kann.

Der Fundhorizont von *Ammonites corona gigas* war bis vor kurzem ebenfalls nicht sicher bekannt, da der Holotypus in Hangschuttmaterial gefunden worden war. Quenstedt (1888: 1017) vermutete fälschlicherweise aufgrund der Gesteinsausbildung, daß das Stück wohl aus dem Weißjura γ stamme. Die vorliegenden Neufunde (s.u.) und der genaue Vergleich mit der Gesteinsfolge des Profils am locus typicus (Sauserbrunnen) zeigen nun, daß die Art ohne Zweifel aus der Region der Bimammatumbänke in der dort anstehenden höheren Impressamergel-Formation stammt. *Ammonites corona* und *Ammonites corona gigas* können auch morphologisch nicht voneinander unterschieden werden und stellen somit offensichtlich Synonyme dar.

Die Altersstellung des locus typicus von *Pseudhimalayites magdalenae* (Collignon) ist unsicher. Die von demselben Fundort wie letztere Art stammenden und unter verschiedenen Namen abgebildeten Perisphinctiden (*Prososphinctes virguloides* [Waagen], *Kranaosphinctes subevolutus* [Waagen], *Kranaosphinctes* cf. *irregularis* [Spath], *Microbiplices microbiplex* [Quenstedt], *Lithacoceras torquatiforme* Spath var. *umbilicata* Collignon) besitzen eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit tethyalen Orthosphincten der *tiziani*-Gruppe, so daß möglicherweise ein Ober-Oxfordium-Alter (jüngere Bimammatum-Zone) vorliegt. Eine morphologische Unterscheidung von *P. corona* ist nicht möglich, so daß die Art *P. magdalenae* mit *P. corona* synonym sein dürfte.

In einem Steinbruch westlich von Kirchleus bei Kronach wurden zwei jeweils mit Wohnkammer erhaltene Exemplare von *Pseudhimalayites corona* (Qu.) zusammen mit *Orthosphinctes tizianiformis* (Choffat), *Pseudorthosphinctes* sp., *Epaspidoceras* ex gr. *mamillanum* (Quenstedt) und *Ringsteadia evoluta* Salfeld (?=*Vineta jaekeli* Dohm) gefunden. Die aus dem Anstehenden entnommenen Funde stammen von der Steinbruchsohle an der Basis der dortigen Werkkalk-Formation (vgl. Richter 1985:

110). Die sehr eigentümliche Fauna gehört der Hauffianum-Subzone an. Vergleichbare Perisphinctiden und auch *Ringsteadia evoluta* Salfeld treten im Schwäbischen Jura des Lochengebiets im „*tizianiformis*-Horizont“, dem älteren der beiden unterscheidbaren Faunenhorizonte dieser Subzone auf. Aus diesem Horizont stammt nach der Fazies offensichtlich auch der vom Hundsrücken vorliegende Negativ-Abdruck von *P. corona* (Qu.) sowie ein horizontiert entnommener, etwas verdrückter Neufund aus dem Lochengebiet (leg. M. Wisshak, Tübingen).

Der mikroconche Partner von *Pseudhimalayites corona* ist noch unbekannt. Bei der Seltenheit der makroconchen Stücke und der noch mangelhaften Kenntnis der Fauna des „*tizianiformis*-Horizonts“ braucht dies jedoch nicht zu verwundern.

Ein jüngerer Vertreter der Gattung *Pseudhimalayites* liegt als Einzelfund ebenfalls aus dem Schwäbischen Jura vor:

Pseudhimalayites checai n. sp.

Taf. 5, Fig. 1–2

v 1870 *Aspidoceras Rogoznicense* Zeuschn.– Zittel, Taf. 31, Fig. 1.
v 1958 *Aspidoceras rafaeli* (Oppel).– Buck, S. 95, Taf. 7, Fig. 4.
v 1958 *Aspidoceras* cf. *rafaeli* (Oppel).– Buck, S. 96, Taf. 7, Fig. 5.– [= Holotypus]
? 1984 *Aspidoceras rafaeli* (Oppel), 1863.– Sarti, S. 505.

Holotypus: Original zu Taf. 5, Fig. 1, aufbewahrt am GPIT, Nr. Ce 1146/18.

Derivatio nominis: nach Dr. Antonio Checa Gonzales (Granada), dem Bearbeiter von Malm-Aspidoceraten.

Locus typicus: Amstetten bei Geislingen/Steige (Baden-Württemberg), vgl. Kehrer 1931.

Stratum typicum: Untere Felsenkalk-Formation, Ober-Kimmeridgium, Eudoxus-Zone (vermutlich Malm δ 3).

Vorkommen: Südwestdeutschland, Apenninen, Südalpen.

Material: Holotypus sowie 2 weitere Exemplare aus den Apenninen (BSPM 1868 X 133) und von Torri/Gardasee (GPIT Ce 1146/17).

Maße (D, Wh, Nw, Wb in mm):

	D	Wh	Nw	Wb	Ar/2	K/2
Holotypus	153	60	45	(~56)	21	9
Ce 1146/17	215	101	60	107	21	?
Orig. Zittel	137	58	40	(81)	~17	?
	97	40	30	61	17	12

Diagnose. – Art der Gattung *Pseudhimalayites*, bei der im Adultstadium eine umbilikale Knotenreihe ausgebildet wird, während ventrale Knoten zumindest bei Beginn der umbilikalen Knotenreihe noch nicht auftreten.

Beschreibung. – Der Holotypus besteht aus einem vor allem im Bereich des Phragmokons stark kompaktierten Steinkern in einem hellgelblichen, mikritischen Kalk. Im Bereich der Wohnkammer ist erkennbar, daß das Gehäuse vor der Einbettung ursprünglich sehr breit war. Die nicht abgebildete Seite des Stücks ist stark diagenetisch im Bereich einer Bankoberfläche korrodiert. Der Verlauf der Lobenlinie ist kaum erkennbar. Der vermutlich unvollständige Wohnkammeranteil des Gehäuses beträgt etwa eine halbe Windung. In der Wohnkammerfüllung befindet sich das sehr schlecht erhaltene Gehäuse eines *Streblites levipictus* (Fontannes). Die Innenwindungen sind nicht erhalten. Die Skulptur besteht aus einer groben lateralen Knotenreihe, wobei von jedem Knoten 2–3 faltige, von Anwachsstreifen überprägte Rippen ausgehen. Diese besitzen einen prorsiradiaten Verlauf, der allerdings durch eine seitliche Pressung noch etwas verstärkt wird, und sind durch gelegentliche marginale Schaltrippen ergänzt. Die Rippen ziehen ohne Unterbrechung über die Externseite. Unterhalb des dritt- und viertletzten Lateralknotens ist je ein schwacher zusätzlicher umbilikaler Knoten erkennbar. Die gerundete Nabelwand weist ansonsten nur Anwachsstreifen auf.

Bemerkungen. – Der Holotypus von *Pseudhimalayites checai* n. sp. war von Buck (1958) in die Verwandtschaft von *Ammonites rafaeli* Oppel gestellt worden. Checa (1985) stellte das Stück trotz der umbilikalen Knötchen und dem wesentlich jüngeren Fundhorizont zu „*Orthaspidoceras uhlandi*". Es besitzt jedoch die für *Pseudhimalayites* typische Skulpturentwicklung, indem zu einer regelmäßigen lateralen Knotenreihe in einem späteren Stadium noch eine umbilikale hinzutritt (vgl. Abb. 2). Damit bildet *P. checai* ein ideales Bindeglied zwischen *P. uhlandi* und *P. „steinmanni"*. Bei dem von Zittel (1870, Taf. 31, Fig. 1) als „*Aspidoceras rogoznicense*" abgebildeten Stück (= Taf. 5, Fig. 2) setzt die umbilikale Knotenreihe schon deutlich früher ein als beim Holotypus von *P. checai*. Der Unterschied könnte zwar auf eine gewisse Altersverschiedenheit beider Stücke hindeuten, doch findet man bei *Pseudhimalayites subpretiosum* (= *P. steinmanni*) eine vergleichbare Variabilität. Das Zittelsche Stück wurde zuletzt als *Aspidoceras rafaeli* (Oppel) gedeutet (Checa 1985). Bereits Toula (1907: 74) erkannte jedoch die Beziehung dieses Stücks zu Oppels *Ammonites uhlandi*. In der Vergangenheit führten weitere Fehlinterpretationen zu weitreichender Verwirrung (s. u.).

Die vorliegenden Stücke von *P. checai* n. sp. besitzen beim erhaltenen Durchmesser noch keine ventralen Knoten. Vermutlich sind aber solche Knoten in einem bisher unbekannten Adultstadium auf der Wohnkammer entwickelt, wie sich dies bereits bei manchen vollständigen Exemplaren von *P. uhlandi* andeutet. Das Zittelsche Stück wurde bisher dem Tithonium zugeordnet, doch führte Zittel (1870) von der Fundlokalität „Rave Cupa" am Monte Catria (Zentrale Apenninen) eine ganze Reihe von weiteren Arten an, die nach heutiger Kenntnis dem Ober-Kimmeridgium zugerechnet werden müssen (z.B. *Pseudowaagenia acanthomphala, Taramelliceras compsum, Streblites folgariacus*). Das Stück dürfte deswegen vermutlich aus der Cavouri- oder der frühen Beckeri-Zone stammen. Das Fundniveau des bisher einzigen Exemplars von *Pseudhimalayites checai* n. sp. aus der Eudoxus-Zone des Schwäbischen Jura ist daher nicht sicher mit mediterranen Profilen korrelierbar.

Die Gattung *Pseudhimalayites* läßt sich nun mindestens vom Ober-Oxfordium (Bimammatum-Zone), mit *Ammonites caudonensis* Favre möglicherweise sogar vom Unter-Oxfordium an, bis in das höhere Unter-Tithonium (Semiforme-Zone) nachweisen. In der phylogenetischen Reihe der *Pseudhimalayites*-Arten läßt sich ein genereller Trend zu einem Höherrücken der lateralen Knotenreihe erkennen, um Platz für die umbilikale Knotenreihe zu schaffen. Ein Vorkommen in der noch jüngeren „Burckhardticeras"-Zone muß postuliert werden, da aus Schichten dieser Altersstellung mit *Simocosmoceras pszczolkowskii* ein Mikroconch vorliegt. Das Auftreten in der westlichen Tethys scheint jedoch auf ganz bestimmte, relativ kurze Einwanderungsschübe beschränkt, von denen diejenigen in der Divisum-Zone und in der Semiforme-Zone, was die Fossildokumentation (vgl. Tab. 1) angeht, offensichtlich am erfolgreichsten waren. Es ist daher zweifelhaft, ob es sich bei dieser Gattung um ein

Tab. 1. Übersicht über die bisher bekannten Arten von *Pseudhimalayites* und *Simocosmoceras* und deren Dimorphismusbeziehungen.

Alter	*Pseudhimalayites*[M]	*Simocosmoceras*[m]
„Burckhardticeras"-Zone	noch unbekannt	*S. pszczolkowskii*
Semiforme-Zone	*P. subpretiosum*	*S. adversum*
Eudoxus-Zone	*P. checai*	noch unbekannt
Divisum-Zone	*P. uhlandi*	*S. paradoxum*
Bimammatum-Zone	*P. corona*	noch unbekannt
Unter-Oxfordium	*P. caudonensis*	noch unbekannt

echtes Tethys-Faunenelement handelt. Vielleicht kann man aus dem frühen Auftreten von *Pseudhimalayites corona* (Qu.) (= *magdalenae* Collignon) im Ober-Oxfordium von Madagaskar schließen, daß es sich um ein pazifisches Faunenelement handelt. Die phylogenetische und paläogeographische Herkunft der Gruppe ist derzeit noch als weitgehend ungeklärt zu betrachten.

5. Zum Dimorphismus bei Aspidoceraten

In der Ammonitenfamilie der Aspidoceraten ist ein Dimorphismus sicherlich besonders schwer erkennbar. Die Gruppe als Gesamtheit ist an ihrer im Gegensatz zu Perisphinctiden vergleichsweise einfacher gestalteten Lobenlinie und vor allem durch den Besitz eines *Laevaptychus* gekennzeichnet. Mit letzterem Merkmal kann beispielsweise anhand von Material aus verschiedenen Oberjura-Schichten der Schwäbischen und Fränkischen Alb die u. a. von Enay (1978: 109) vermutete Aspidoceraten-Verwandtschaft der mikroconchen Gattung *Sutneria* Zittel 1884 bewiesen werden (zugehöriger [M] = *Physodoceras* Hyatt 1900 [Synonyme: *Anaspidoceras* Vigh 1984; *Schaireria* Checa 1985]), was von Ziegler (1974) aber nicht erkannt worden ist. Bei den von Zakharov & Lominadze (1983, Fig. 7b u. 8c) mit Vorbehalt zur Gattung *Sutneria* gestellten Ammoniten aus dem Solnhofener Plattenkalk mit Lamellaptychen in ihren Wohnkammern handelt es sich um *Lingulaticeras solenoides* (Quenstedt). Wahrscheinlich leitet sich die Gattung *Sutneria* von *Klematosphinctes* Buckman 1922 ab, die ebenfalls retrocostate Rippen und spießartige Apophysen besitzt. Auch die schon lange als möglicher Vorläufer von *Sutneria* geltende Gattung *Mirosphinctes* Schindewolf 1926 erwies sich als mikroconcher Aspidoceratide (Bonnot et al. 1995). Zugehörige Makroconche gehören der Gattung *Euaspidoceras* Spath 1931 an. Allerdings sind sicherlich nicht alle der bisher in der Gattung *Euaspidoceras* vereinigten Aspidoceraten zugehörige Makroconche zu *Mirosphinctes*. So dürften beispielsweise Aspidoceraten der *rupellense*-Gruppe (*Ammonites rupellensis* d'Orbigny, *Ammonites perarmatus mamillanus* Quenstedt, *Ammonites dornacensis* Favre, *Aspidoceras bodeni* Wegele, *Arcaspidoceras jeanneti* Collignon, *Paraspidoceras suevicum* Zeiss, *Extranodites knechti* Jeannet) die makroconchen Partner der Gattung *Simosphinctes* Barthel 1957 darstellen (vgl. Hantzpergue 1989), wofür außer dem gemeinsamen Auftreten auch die frappierende Ähnlichkeit juveniler Stadien, das Auftreten von Parabelknoten und wiederum die „aspidoceratide" Lobenlinie bei *Simosphinctes* sprechen. Die von Ziegler (1959) von *Simosphinctes* abgetrennte Untergattung *Ceratosphinctes* gehört hingegen sicher nicht zu den Aspidoceraten, sondern zu den Simoceraten und muß daher in den Gattungsrang erhoben werden.

Tab. 2. Übersicht des Kenntnisstands über Dimorphenbeziehungen von verschiedenen Aspidoceraten-Gattungen.

Makroconche Gattung	–	Mikroconche Gattung
Euaspidoceras Spath 1931	–	*Mirosphinctes* Schindewolf 1926
„*rupellense*-Gruppe“	–	*Simosphinctes* Barthel 1957
Clambites Rollier 1922	–	*Epipeltoceras* Spath 1924
Hybonoticeras Breistroffer 1947	–	*Hybonotella* Berckhemer & Hölder 1959
Physodoceras Hyatt 1900	–	*Sutneria* Zittel 1884
Pseudhimalayites Spath 1925	–	*Simocosmoceras* Spath 1925

Die Gattung *Epipeltoceras* Spath 1924 wiederum wurde aufgrund des gemeinsamen Vorkommens, der Lobenlinie und der Ähnlichkeit der Jugendstadien als mikroconcher Partner von Aspidoceraten der Gattung *Clambites* (*Ammonites clambus* Oppel, *Ammonites schwabi* Oppel, *Ammonites hypselus* Oppel, *Ammonites perarmatus aequicosta* Quenstedt, *Aspidoceras costatum* Dorn, *Aspidoceras striatocostatum* Dorn) erkannt (Enay 1978; Schweigert 1995).

Bei der Gattung *Hybonoticeras* Breistroffer 1947 wurden die Mikroconchen lange Zeit nicht einmal subgenerisch abgetrennt. Erst Olóriz (1978) führte den von Berckhemer & Holder (1959) informell vorgeschlagenen Namen *Hybonotella* für mikroconche Hybonoticeraten ein.

Ein Dimorphismus ist also bislang innerhalb der Aspidoceratidae in den Unterfamilien Physodoceratinae, Euaspidoceratinae, Epipeltoceratinae und Hybonoticeratinae nachweisbar (Tab. 2). Zu ersterer wird hier auch das neue Dimorphenpaar *Pseudhimalayites* [M]/*Simocosmoceras* [m] gerechnet.

Die Gattung *Aspidoceras* Zittel 1868 ist auf die Art *Ammonites rogoznicensis* Zejszner 1846 begründet. Vermutlich wegen der schweren Zugänglichkeit der Zejsznerschen Arbeit wurde die Interpretation der Art später (Roman 1938; Hantzpergue 1989) oft kritiklos auf andere Stücke bezogen, u. a. auf das von Zittel (1870, Taf. 31, Fig. 1) abgebildete Stück, das aber, wie oben ausgeführt wurde, der Gattung *Pseudhimalayites* zugerechnet werden muß. Roman (1938) gab sogar fälschlicherweise dieses Stück als Lectotypus der Art *Aspidoceras rogoznicense* an! Die Abbildung des verschollenen Holotypus der Art *Ammonites rogoznicense* Zejszner (1846, Taf. 4, Fig. 4a–c) wurde von Malinowska (1988, Taf. 145, Fig. 4) reproduziert. Obwohl es sich nur um ein sehr kleines Individuum handelt, ist klar erkennbar, daß es sich um einen typischen bispinosen Aspidoceraten handelt, der mit der in denselben Schichten auftretenden Art *Pseudhimalayites subpretiosum* (Uhlig) nichts zu tun hat. Der Interpretation der Art im Sinne von Checa (1985) ist deswegen im wesentlichen beizupflichten und der Gattungsname weiter im bisherigen Verständnis verfügbar.

Problematisch ist jedoch nach wie vor ein Dimorphismus bei den Gattungen *Aspidoceras* Zittel 1868 und *Orthaspidoceras* Spath 1925. Hantzpergue (1989) deutete kleinere Individuen von verschiedenen Arten dieser Gattungen, die sich im Mundsaum in keiner Weise von seinen Makroconchen unterscheiden, als „Mikroconche“. Nachdem aber, wie oben geschildert, gleich bei mehreren Aspidoceraten-Unterfamilien morphologisch stark von den Makroconchen abweichende Mikroconche mit Mündungsapophysen vorkommen, ist nicht auszuschließen, daß bei *Aspidoceras* und *Orthaspidoceras* gar kein entsprechender Dimorphismus existiert. Die für Mikroconche gehaltenen Stücke wären dann lediglich als relativ frühzeitig adult gewordene und daher etwas kleiner gebliebene Makroconche aufzufassen. Deutet man, wie meist üblich, die Makroconche als weibliche Tiere, so müßte man eventuell von einer parthenogenetischen Fortpflanzung innerhalb dieser Aspidoceraten-Gruppen ausgehen. Eine andere, fossil natürlich nicht nachweisbare, aber durchaus diskutierbare Möglichkeit wäre auch eine völlige Reduktion des Gehäuses bei männlichen Tieren. Einen ähnlich krassen Dimorphismus kennt man auch bei manchen rezenten Mollusken, wie bei der Teuthiden-Gattung *Argonauta*, bei der die Männchen extrem verzwergt sind.

5. Literatur

ALDINGER, H. (1942): Zur Stratigraphie des Weißen Jura delta in Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **31**: 11–152, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

ATROPS, F. (1982): La sous-famille des Ataxioceratinae dans le Kimméridgien inférieur du sud-est de la France; systématique, évolution, chronostratigraphie des genres *Orthosphinctes* et *Ataxioceras*. – Doc. Lab. géol. Lyon, **83**: 1–463, 45 Taf.; Lyon.

BENETTI, A. & PEZZONI, N. (1985): I generi *Pseudhimalayites* SPATH, 1925 (Aspidoceratidae) e *Hemispiticeras* SPATH, 1925 (Berriasellidae) nei Monti Lessini (Verona) (Mollusca, Ammonitina). – Boll. Mus. civ. Stor. nat. Verona, **12**: 501–509, 4 Abb.; Verona.

BENETTI, A., PEZZONI, N. & ZEISS, A. (1990): A small, but interesting new ammonite fauna from the Western Lessinian Alps (preliminary note). – Atti II Conv. Int. Fossili – Evoluzione – Ambiente, Pergola 1987: 33–37, 1 Taf., 2 Abb.; Pergola.

BERCKHEMER, F. & HÖLDER, H. (1959): Ammoniten aus dem Oberen Weißen Jura Süddeutschlands. – Beih. geol. Jb., **35**: 1–135, 27 Taf., 89 Abb.; Hannover.

BONNOT, A., NEIGE, P., TARKOWSKI, R. & MARCHAND, D. (1994): *Mirosphinctes* SCHINDEWOLF et *Euaspidoceras* SPATH du niveau vert de Zalas (Pologne)(Oxfordien inférieur, Zone à Cordatum): dimorphismes sexuels?– Bull. Polish Acad. Sci., Earth Sci., **42**: 181–205, 1 Taf., 12 Abb.; Warszawa.

BUCK, W. (1958): Die Gattung *Aspidoceras* im europäischen, insbesondere im süddeutschen Malm. – Inaugural.–Diss. Univ. Tübingen, 142 S., 8+3 Taf., 27 Abb., 18 Tab.; Tübingen. – [Mskr.]

CASTILLO, A. D. & AGUILERA, J. G. (1895): Fauna fósil de la Sierra de Catorce, San Luis Potosi. – Com. Geol. México, Bol., **1**, IX+55 S., 23 Taf.; México.

CECCA, F., CRESTA, S., PALLINI, G. & SANTANTONIO, M. (1986): Biostratigrafia ed ammoniti del Dogger – Malm di Colle Tordina (Monti della Rossa, Appenino marchigiano). – Boll. Serv. geol. d'Italia, **104**: 177–204, 7 Taf., 3 Abb., 2 Tab.; Roma.

CHECA, A. (1985): Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, Fam. Aspidoceratidae, Subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae). – Tesis doctorales Univ. Granada, XVII+413 S., 42 Taf.; Granada.

COLLIGNON, M. (1959): Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. IV. (Argovien – Rauracien). 49 Taf.; Tananarive (Service Géologique).

CONTINI, D. & HANTZPERGUE, P. (1975): Le Kimméridgien de Haute-Saône. – Ann. sci. Univ. Besançon, Géol., 3ème sér., **23**: 5–37, 7 Taf., 1 Abb.; Besançon.

CRESTA, S. & PALLINI, G. (1984): Revisione di *Simocosmoceras* SPATH, Perisphinctidae del Titonico inferiore. – Boll. Serv. geol. Ital., **103**: 163–176, 2 Taf., 3 Abb., 2 Tab.; Roma.

ENAY, R. (1978): À propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions. – Haliotis, **8**: 97–118, 3 Taf.; Paris.

FAVRE, E. (1876): Déscription des fossiles du Terrain Oxfordien des Alpes Fribourgeoises. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **3/2**: 5–75, 7 Taf.; Genève.

FINKEL, R. (1992): Eine Ammonitenfauna aus dem Kimmeridgium des nordöstlichen Keltiberikums (Spanien). – Profil, **3**: 227–297, 84 Abb.; Stuttgart.

FISCHER, E. (1913): Über einige neue oder in Schwaben bisher unbekannte Versteinerungen des Braunen und Weißen Jura. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **69**: 31–59, 1 Taf.; Stuttgart.

Fozy, J., Kázmer, M. & Szente, I. (1994): A unique Lower Tithonian fauna in the Gerecse Mts., Hungary. – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 155–165, 2 Taf., 2 Abb.; Roma.

Gemmellaro, G. G. (1868): Studi paleontologici sulle faune de Calcare a *Terebratula janitor* del nord di Sicilia. Parte I. 56 S., 12 Taf.; Palermo (Lao).

Geyer, O. F. (1963): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Jura von Ostspanien. I. Eine Ammonitenfauna aus dem Unterkimmeridgium der Sierra de Montenegrolo (WSW Tortosa, Prov. Tarragona). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **118**: 182–196, 2 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

Grunvogel, E. (1914): Geologische Untersuchungen auf der Hohenzollernalb. – Inaugural-Diss. Univ. Tübingen, 78 S., 3 Kt.; Ellwangen (Selbstverlag).

Gygi, R. & Persoz, F. (1986): Mineralostratigraphy, litho- and biostratigraphy combined in correlation of the Oxfordian (Late Jurassic) formations of the Swiss Jura range. – Eclogae geol. Helv., **79**: 385–454, 1 Taf., 15 Abb., 4 Tab.; Basel.

Haizmann, W. (1902): Der Weiße Jura gamma und delta in Schwaben. – N. Jb. Mineral., Geol. Paläont., Beil.-Bd., **15**: 473–561, 2 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

Hantzpergue, P. (1989): Les Ammonites Kimméridgiennes du haut-fond d' Europe occidentale. Biochronologie, Systematique, Évolution, Paléobiogéographie. – Cahiers de Paléontologie, 428 S., 45 Taf., 141 Abb.; Paris.

Haupt, O. (1907): Beiträge zur Fauna des Oberen Malm und der Unteren Kreide in der argentinischen Cordillere. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., **23**: 187–263, 4 Taf.; Stuttgart.

Kutek, J. & Wierzbowski, A. (1986): A new account on the Upper Jurassic stratigraphy and ammonites of the Czorsztyn succession, Pienini Klippen Belt, Poland. – Acta geol. polonica, **36**: 289–316, 2 Taf., 4 Abb., 4 Tab.; Warszawa.

Leanza, H. A. (1980): The Lower and Middle Tithonian Ammonite Fauna from Cerro Loteno, Province of Neuquén, Argentina. – Zitteliana, **5**: 1–92, 12 Taf., 10 Abb., 3 Tab.; München.

Leanza, H. A. & Olóriz, F. (1987): Presencia del genero *Simocosmoceras* Spath (Cephalopoda – Ammonoidea) en el Tithoniano andino y su significado paleobiogeographico. – Ameghiniana, **24**: 203–209, 3 Abb.; Buenos Aires.

Leanza, H. A. & Zeiss, A. (1990): Upper Jurassic Lithographic Limestones from Argentina (Neuquén Basin): Stratigraphy and Fossils. – Facies, **22**: 169–186, 3 Taf., 4 Abb., 1 Tab.; Erlangen.

Loriol, P. de (1878): Monographie paléontologique des couches de zone à *Ammonites tenuilobatus* (Badener Schichten) de Baden (Argovie), 3ième Partie. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **5**: 77–200, 11 Taf.; Genève.

Malinowska, L. (1988): Geology of Poland, **3**, Atlas of guide and characteristic fossils. Part 2b, Mesozoic, Jurassic. 476 S., 180 Taf., 27 Tab.; Warszawa.

Myczynski, R. (1989): Ammonite biostratigraphy of the Tithonian of western Cuba. – Ann. Soc. geol. Polon., **59**: 43–125, 17 Taf., 23 Abb.; Wrocław.

Neumayr, M. (1873): Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. – Abh. k.-k. geol. Reichsanstalt, **5**: 141–257, 13 Taf.; Wien.

Olóriz, F. (1978): Kimmeridgiano–Tithonico inferior en el sector central de las Cordilleras Beticas (Zona Subbetica). Paleontologia, Bioestratigrafia. – Tesis doctorales Univ. Granada, **184**, 758 S., 57 Taf.; Granada.

Quenstedt, F. A. (1845–49): Petrefaktenkunde Deutschlands. Die Cephalopoden. 580 S., 36 Taf.; Tübingen (Fues).

– (1856–57): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1887–88): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **3**. Der Weiße Jura. 817–1140, 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart). – [1887: 817–944, Taf. 91–103; 1887: 945–1140, Taf. 104–126]

Richter, A. E. (1985): Geologie und Paläontologie: Das Mesozoikum der Frankenalb. Vom Ries bis ins Coburger Land. 224 S., 9 Taf., 60 Abb.; Stuttgart (Kosmos).

Roman, H. (1938): Les Ammonites Jurassiques et Crétacés. 554 S., 53 Taf., 54 Abb.; Paris (Masson).

Sapunov, I. G. (1979): Les Fossiles de Bulgarie III 3. Jurassique Supérieur, Ammonoidea. 263 S., 59 Taf., 15 Abb.; Sofia (Acad. Bulg. Sci.). – [Bulgarisch]

Sarti, C. (1984): Faune e biostratigrafia del Rosso Ammonitico del Trentino centrale (Kimmeridgiano – Tithoniano). – Boll. Soc. Paleont. Ital., **23**: 473–514, 7 Taf., 2 Abb.; Modena.

Schlampp, V. (1991): Malm-Ammoniten. Ein Bestimmungsatlas. 184 S., 35 Taf.; Korb (Goldschneck).

Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. VII+297 S., 73 Taf.; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

Schneid, Th. (1915): Die Ammoniten der obertithonischen Kalke von Neuburg a. D. – Geol. paläont. Abh., N. F., **13**: 305–416, 13 Taf., 1 Abb.; Jena.

Schweigert, G. (1995): *Amoebopeltoceras* n. g., eine neue Ammonitengattung aus dem Oberjura (Ober-Oxfordium bis Unter-Kimmeridgium) von Südwestdeutschland und Spanien. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **227**: 1–12, 10 Abb.; Stuttgart.

Schweizer, V. B. (1967): Ergebnisse einer neuen Kartierung des Weißen Jura im Lochengebiet bei Balingen (Westalb). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **49**: 55–60, 2 Abb.; Stuttgart.

Toula, F. (1907): Die Acanthicus-Schichten im Randgebirge der Wiener Bucht bei Giesshübl (Mödling WNW). – Abh. k.-k. geol. Reichsanst., **16/2**: 1–120, 19 Taf., 32 Abb.; Wien.

Uhlig, V. (1878): Beiträge zur Kenntnis der Jura-Formation in den Karpatischen Klippen. – Jb. k.-k. geol. Reichsanst., **28**: 641–658, 2 Taf.; Wien.

Veit, E. (1936): Geologische Untersuchungen im Gebiet des oberen Filstals. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **92**: 74–138, 7 Abb., 2 Tab., 1 Kt.; Stuttgart.

Vigh, G. (1984): Die biostratigraphische Auswertung einiger Ammoniten-Faunen aus dem Tithon des Bakonygebirges sowie aus dem Tithon–Berrias des Gerecsegebirges. – Ann. Inst. Geol. Publ. Hung., **67**: 1–210, 7 Taf., 7 Abb.; Budapest.

Zakharov, Y. & Lominadze, T. A. (1983): New data on the jaw apparatus of fossil cephalopods. – Lethaia, **16**: 67–78, 8 Abb.; Oslo.

Zeiss, A. (1962): Die Ammonitengattung *Paraspidoceras* L. F. Spath. – Erlanger geol. Abh., **41**: 1–40, 4 Taf., 9 Abb.; Erlangen.

– (1964): Zur Malm Gamma/Delta-Grenze in Franken. – Geol. Bl. NO-Bayern, **14**: 104–115; Erlangen.

Zejszner, L. (1846): Nowe lub niedokladnie opisane gatunki skamieniałości Tatrowych odkryl i opisal. – Poszyt, **1**: 1–32(?), 4 Taf.; Warszawa (S. Strabskiego).

Ziegler, B. (1959): *Idoceras* und verwandte Ammonitengattungen im Oberjura Schwabens. – Eclogae geol. Helvet., **52**: 19–56, 1 Taf., 4 Abb.; Basel.

– (1972): Über den *Ammonites aporus* Oppel. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **9**: 1–6, 7 Abb.; Stuttgart.

– (1973): Weißer Jura. – *In*: Quenstedt, A. F.: Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Revision der Gattungs- und Untergattungsnamen, 28–42; Stuttgart (Schweizerbart).

Zittel, K. A. (1870): Die Fauna der aelteren Cephalopoden führenden Tithonbildungen. – Palaeontographica, Suppl.-Bd., **2**, VII+192 S., 15 Taf.; Cassel.

Anschrift des Verfassers: Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

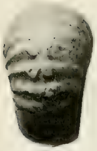
Tafel 1

Fig. 1. *Simocosmoceras paradoxum* n. sp., Holotypus. Unter-Kimmeridgium, Divisum-Zone, Lacunosamergel-Formation, Tieringen, „Bittenhalde". SMNS 26238 (Coll. WAIDELICH). – a, d: Lateralansichten; b, c: Ventralansichten. – x 1. – e, f: Lateralansichten; g, h: Ventralansichten. – x 2.

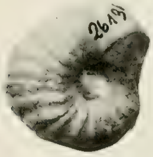
Fig. 2. *Simocosmoceras adversum* (OPPEL) (= Holotypus von *Simocosmoceras pampalonii* CRESTA & PALLINI), Reproduktion der Originalabbildung (Original in der Sammlung des Servicio Geologico, Rom). Unter-Tithonium, Semiforme-Zone, Apenninen. – a: Ventralansicht; b: Lateralansicht. – x 3.

Fig. 3. *Simocosmoceras adversum* (OPPEL), Lectotypus. Unter-Tithonium, Semiforme-Zone, Rogoznik, Polen. BSPM AS III 110. – a: Ventralansicht; b: Lateralansicht. – x 2.

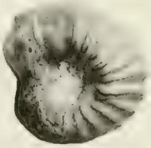
Fig. 4. *Pseudhimalayites subpretiosum* (UHLIG), Holotypus. Reproduktion der Originalabbildung (Original verschollen). Unter-Tithonium, Semiforme-Zone, Rogoznik, Polen. – x 1.



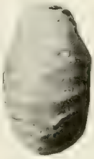
1a



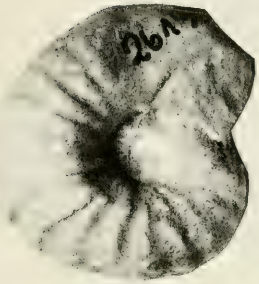
b



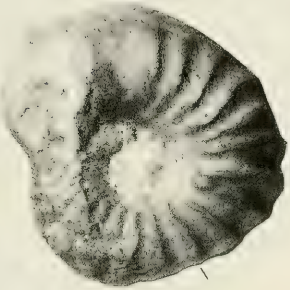
c



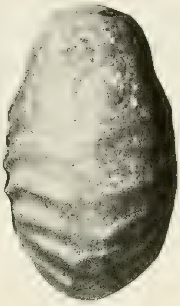
d



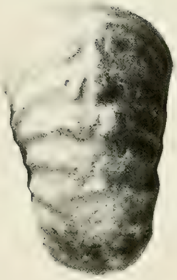
e



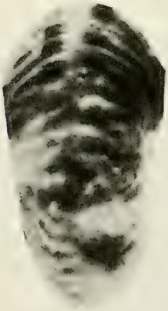
f



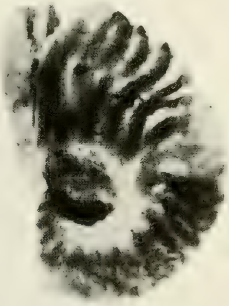
g



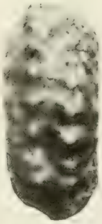
h



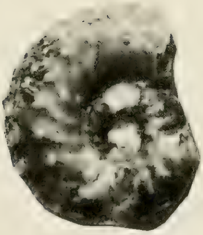
a 2



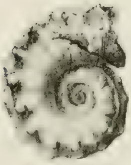
b



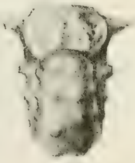
3a



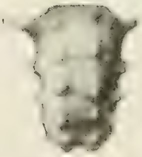
3b



a 4



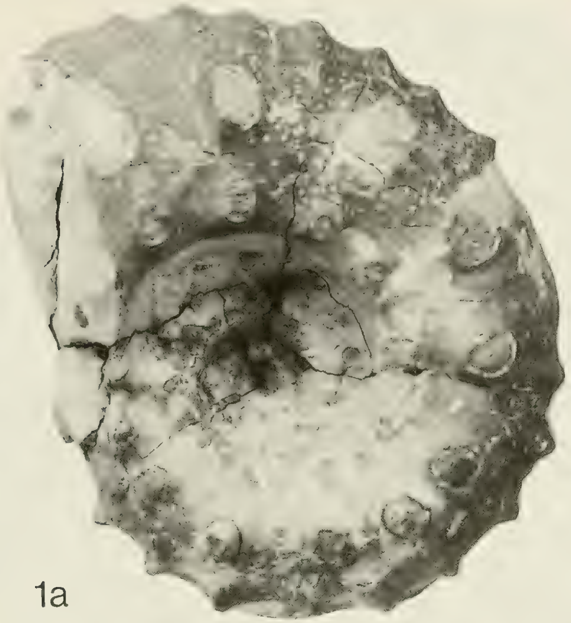
b



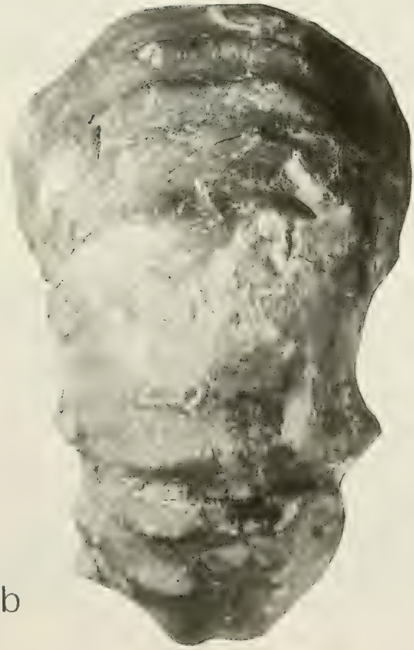
c

Tafel 2

Fig. 1. *Pseudhimalayites subpretiosum* (Uhlig) (= Lectotypus von *Aspidoceras steinmanni* Haupt; Orig. zu Haupt 1907, Taf. 7, Fig. 1). Unter-Tithonium, Zone des *Aulacosphinctes proximus*, Cerro Loteno, Neuquén-Becken, Argentinien. Paläont. Inst. Univ. Bonn, Nr. GPIBO Haupt 1a. – a: Lateralansicht; b: Ventralansicht. – x 1.



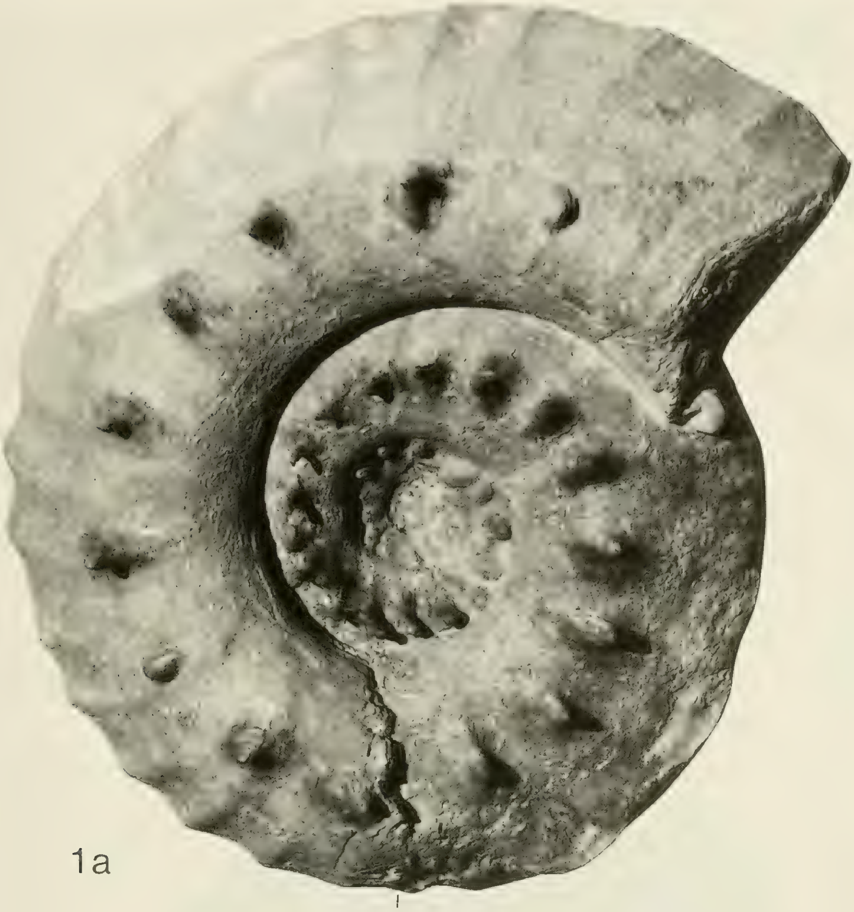
1a



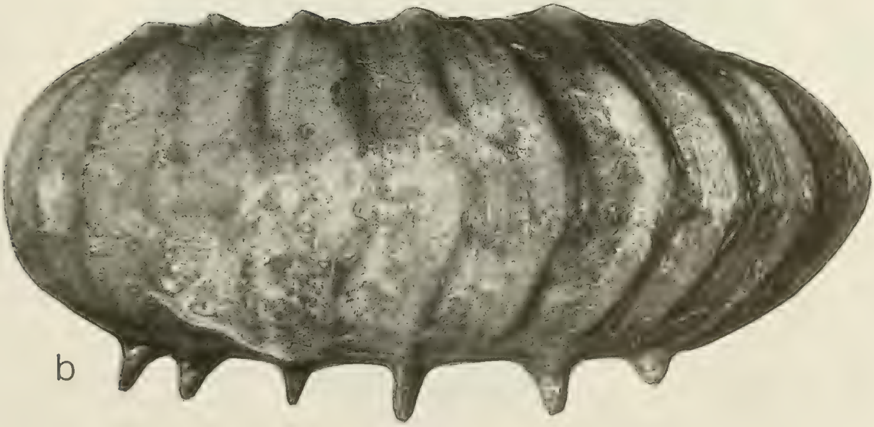
b

Tafel 3

Fig. 1. *Pseudhimalayites uhlandi* (Oppel), Neotypus. Unter-Kimmeridgium, Divisum-Zone, „*uhlandi*-Horizont", Lacunosamergel-Formation, Obernheim. SMNS 60928 (Coll. Dopatka). – a: Lateralansicht (x 0,5); b: Ventralansicht (x 0,45).



1a

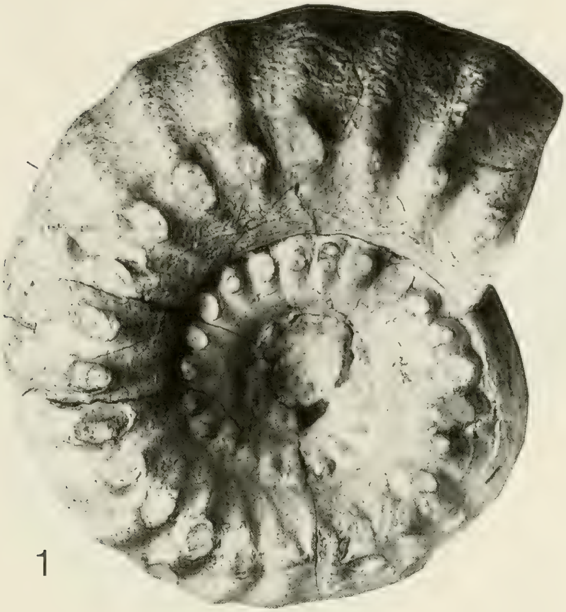


b

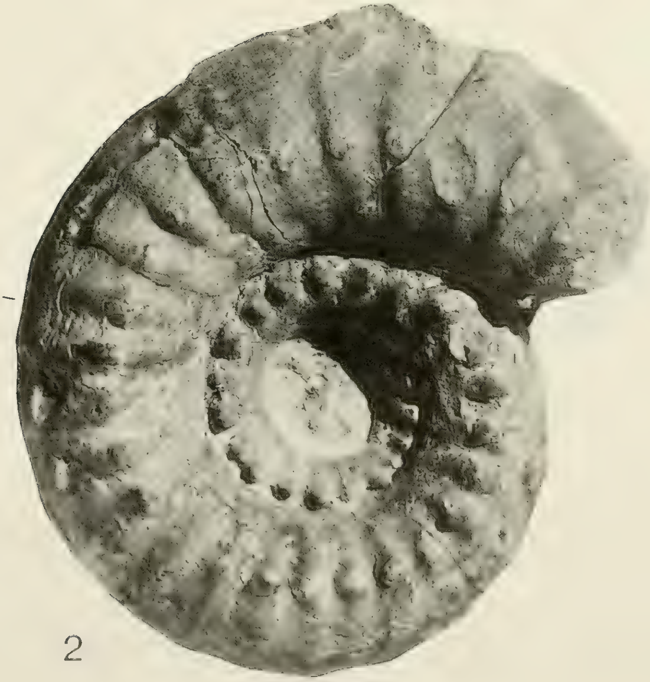
Tafel 4

Fig. 1. *Pseudhimalayites corona* (Quenstedt) (= Holotypus von *Ammonites corona gigas* Quenstedt 1888, Taf. 96, Fig. 11). Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone, vermutlich „*tizianiformis*-Horizont“, Hangschutt am Sauserbrunnen bei Laufen/Eyach. GPIT. – a: Lateralansicht; b: Ventralansicht. – x 2/3.

Fig. 2. *Pseudhimalayites corona* (Quenstedt). Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone, „*tizianiformis*-Horizont“ Basis der Werkkalk-Formation, Stbr. Heublein bei Kirchleus/Nordfranken. Privatslg. Dr. F. & H. Martin, Kronach (Nr. I). – x 1.



1

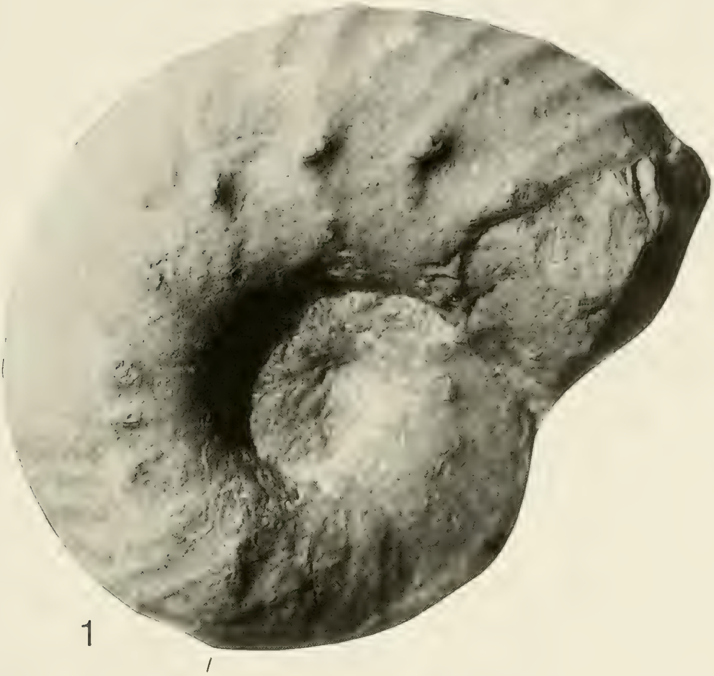


2

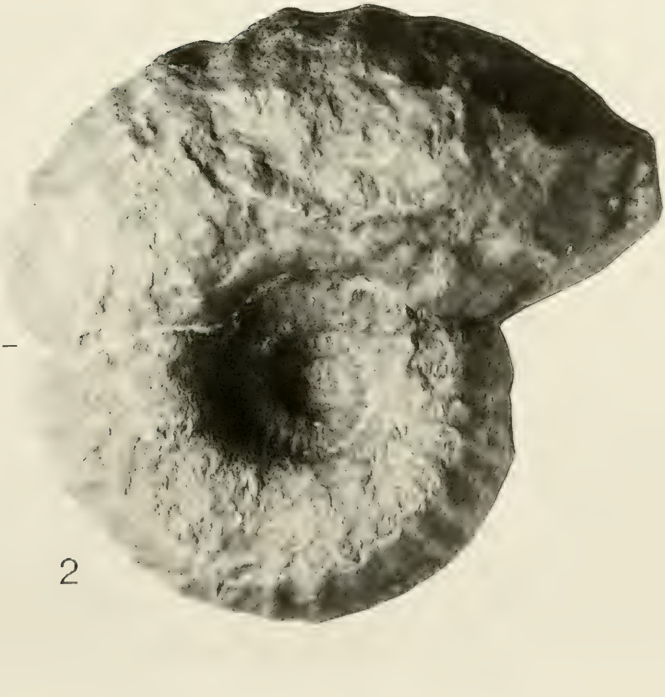
Tafel 5

Fig. 1. *Pseudhimalayites checai* n. sp., Holotypus. Ober-Kimmeridgium, Eudoxus-Zone (vermutlich Weißjura δ_3), Amstetten. GPIT, Nr. Ce 1146/18. – x 2/3.

Fig. 2. *Pseudhimalayites checai* n. sp. (Orig. zu Zittel 1870, Taf. 31, Fig. 1. Bei Zittel ist nur der innere Teil des Phragmokons abgebildet, während die vorhandene, aber schlecht erhaltene Außenwindung inzwischen mit dem inneren Teil zusammengefügt wurde). ?Ober-Kimmeridgium, Cavouri- oder tiefe Beckeri-Zone, „Rave Cupa" am Monte Catria, Zentrale Apenninen, Italien. BSPM 1868 X 133. – x 1.



1



2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QE
1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 247	69 S., 7 Taf., 10 Abb.	Stuttgart, 31. 07. 1997

Der *bauhini*-Faunenhorizont und seine Bedeutung für die Korrelation zwischen tethyalem und subborealem Oberjura

The *bauhini* faunal horizon and its correlation value in the Tethyan and Subboreal Late Jurassic

Von Günter Schweigert, Stuttgart, und John H. Callomon, London

Mit 7 Tafeln und 10 Abbildungen

Abstract

The ammonite fauna of the so-called „*bauhini* horizon" is described in detail. The material comes from the Upper Danube valley and from the Lochen area (SW Germany). The *bauhini* horizon marks the youngest horizon of the Hauffianum Subzone (Late Oxfordian) of the Tethyan chronozonation. The comparison of amoeboceratids permits a correlation of this horizon with the base of the Subboreal Kimmeridgian (Baylei Zone, *densicostata* horizon). Hence the *bauhini* horizon is demonstrated to be one of the most important levels for correlations. Three new ammonite species are described from the *bauhini* horizon: *Metahaploceras muehlheimense* n. sp., *Physodoceras wulfbachense* n. sp., and *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp. A brief survey is given of the ammonite faunal horizons below and above the *bauhini* horizon.

Zusammenfassung

Die Ammonitenfauna des *bauhini*-Horizonts wird anhand von Material aus dem Gebiet der Oberen Donau und dem Lochengebiet ausführlich beschrieben. Der *bauhini*-Faunenhorizont stellt den bislang jüngsten Faunenhorizont der Hauffianum-Subzone des tethyalen Ober-Oxfordiums dar. Der Vergleich der Amoeboceraten ermöglicht eine Korrelation des *bauhini*-Horizonts mit dem subborealen basalen Kimmeridgium (Baylei-Zone, *densicostata*-Horizont). Der *bauhini*-Horizont stellt deswegen einen der wichtigsten Anknüpfungspunkte für Korrelationen dar. Aus dem *bauhini*-Horizont werden drei neue Ammonitenarten beschrieben: *Metahaploceras muehlheimense* n. sp., *Physodoceras wulfbachense* n. sp. und *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp. Über die Ammoniten-Faunenhorizonte im Liegenden und Hangenden des *bauhini*-Horizonts wird eine kurze Übersicht gegeben.

SMITHSONIAN
JUN 03 1998

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Die Ammonitenfauna des *bauhini*-Horizonts der Hauffianum-Subzone 4
3. Zur Verbreitung des *bauhini*-Horizonts in Süddeutschland 26
    3.1. Die Typuslokalität von *Amoeboceras bauhini* 26
    3.2. Das Profil vom Plettenberg 27
    3.3. Weitere Profile im Lochengebiet 30
    3.4. Profile in der Region um Mühlheim/Donau 31
    3.5. Weitere Profile der Schwäbischen Alb 33
    3.6. Profile der Fränkischen Alb 34
4. Faunenhorizonte mit Amoeboceraten im Liegenden des *bauhini*-Horizonts 35
5. Faunenhorizonte im Hangenden des *bauhini*-Horizonts 37
6. Die Oxfordium/Kimmeridgium-Grenze in Großbritannien 38
    6.1. Die klassischen Grenzprofile 38
    6.2. Das Profil von South Ferriby 41
7. Beziehungen zwischen subborealen Pictonien und pictoniiden Ammoniten Südwestdeutschlands 44
8. Zur Korrelation des *bauhini*-Horizonts im tethyalen Oberjura 47
9. Literatur 50
    Tafeln 56

1. Einleitung

Seit dem Luxemburger Jurakolloquium im Jahre 1962 wurde die Basis des Kimmeridgiums im tethyalen Raum und den daran angrenzenden submediterranen Gebieten mit der Basis der Platynota-Zone gezogen. Es ist aus heutiger Sicht nicht mehr leicht zu erkennen, was genau damals den Ausschlag für eine derartige Praxis gegeben hatte. Die damals erschienene Monographie der Perisphinctidenfauna des „Unterkimmeridgiums" von Geyer (1961) mag dabei eine gewisse Rolle gespielt haben, doch vermißt man darin jegliche Begründung oder Diskussion, weswegen mit der Platynota-Zone das Kimmeridgium beginnen solle. Schon Arkell (1946, Tab. 2; 1956, Tab. 9–10) hatte zwar eine Grenzziehung nicht explizit vorgenommen, vermutete aber aufgrund der ihm damals verfügbaren Literaturangaben (Wegele 1929; Dieterich 1940) eine Korrelation der englischen Kimmeridgium-Basis mit der Untergrenze der Galar-Subzone. Wenngleich bis heute noch kein offizielles Typusprofil der Oxfordium/Kimmeridgium-Grenze definiert wurde, war man sich doch bei allen angestellten Betrachtungen seit Salfeld (1914) darüber einig, daß die Basis des britischen Kimmeridge Clays als untere Begrenzung des Kimmeridgiums zu gelten habe. Nach dem subborealen Zonenschema in Großbritannien entspricht diese Untergrenze dem Beginn der Baylei-Zone. Die basale Baylei-Zone ist durch das Auftreten der Ammonitenarten *Pictonia densicostata* (Salfeld ms) Buckman und *Amoeboceras bauhini* (Oppel) gekennzeichnet (Birkelund & Callomon 1985).

Etwa ab Ende der 70er Jahre wurde die scheinbar längst geklärte Frage nach der Basis des Kimmeridgiums im mediterranen und submediterranen Jura erneut aufgeworfen (u. a. Sykes & Callomon 1979). In den letzten Jahren verdichteten sich die Indizien dafür immer massiver, daß die Basis der Platynota-Zone deutlich jünger ist als die englische Kimmeridgium-Basis. Auch von Seiten der Dinoflagellaten-Biostratigraphie ergaben sich verschiedentlich auffällige, zunächst nur schwer deutbare Diskrepanzen zwischen tethyalen und subborealen/borealen Profilen (Brenner 1988; Wierzbowski & Århus 1993). Eine Korrelation zwischen dem englischen Jura und den gut untersuchten submediterranen Profilen in Südostfrankreich (Ardèche) ist jedoch nicht auf direktem Wege möglich, da in England außer den dominierenden Amoeboceraten fast ausschließlich subboreale Perisphinctiden (*Ringsteadia* [M], *Pictonia* [M], *Microbiplices* [m], *Prorasenia* [m]) vorkommen, während diese in Südostfrankreich in den meisten Horizonten wiederum völlig fehlen.

Eine Korrelation ist somit nur in Gebieten möglich, wo gleichzeitig sowohl die tethyalen als auch die subborealen Faunenelemente vorhanden sind. Versuche einer Korrelation wurden deswegen im polnischen Jura, in der Schweiz und in Südostfrankreich vorgenommen (Matyja & Wierzbowski 1988; Atrops et al. 1993), ohne daß es dabei zu einer eindeutigen Klärung kam. Die Lösung des Korrelationsproblems ist indessen im Schwäbischen Jura zu suchen, wo nicht nur durch die Mischung submediterraner und subborealer Faunenelemente im allgemeinen eine recht große Diversität herrscht, sondern wo auch zahlreiche wichtige Ammonitenarten aufgestellt worden sind, darunter auch einige für die Oxfordium/Kimmeridgium-Grenzproblematik wichtige Arten aus der Gattung *Amoeboceras*. In vielen Fällen war jedoch deren Fundhorizont zum Zeitpunkt der Beschreibung unbekannt oder geriet im Laufe der Zeit wieder in Vergessenheit. Der für die Problematik der Korrelation wohl entscheidende Faunenhorizont, aus dem eine ganze Anzahl Oppelscher und Quenstedtscher Arten herstammen, ist der kürzlich eingeführte „*bauhini*-Horizont" (Schweigert 1995b). Seine hochdiverse Ammonitenfauna soll im folgenden eingehend dokumentiert, sowie seine stratigraphische Position und überregionale Bedeutung diskutiert werden.

Abkürzungen im Text. – SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, GPIT = Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen, IGPS = Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Stuttgart, BSPM = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, JHC = J. H. Callomon collection am University College London.

D = Durchmesser, Wh = Windungshöhe, Nw = Nabelweite, Wb = Windungsbreite, Ir/2 = Primärrippen pro halbem Umgang, Ar/2 = Sekundärrippen pro halbem Umgang, K/2 = Knoten pro halbem Umgang, [m] = mikroconche Ammonitenart, [M] = makroconche Ammonitenart.

Dank

Für den enormen Einsatz beim horizontierten Bergen wichtigen Fossilmaterials und dessen anschließender Präparation danken wir Herrn Achim Lehmkuhl (Stuttgart). Zusätzliches horizontiertes Ammonitenmaterial verdanken wir den Mitgliedern einer Kirchheimer Höhlenforschergruppe (C. Bechert, C. Bock, S. Geiger, H. Jantschke, A. Kücha, M. Wisshak) sowie den Herren Dr. F. und H. Martin (Kronach). Herrn Dr. A. Liebau (Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen) und Dr. G. Schairer (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München) ermöglichten die Einsicht in Sammlungsmaterial und die Ausleihe wichtiger Einzelstücke. Für anregende Diskussionen und Informationen über Profile und Fossilmaterial im Gebiet der Oberen Donau und den Lochenbergen danken wir weiterhin den Herren K. Ebel (Markdorf), R. Hugger (Albstadt–Onstmettingen), A. Scherzinger (Immendingen–Hattingen) sowie ganz besonders Herrn Dr. W. Riegraf (Münster). Die Erlaubnis zum Betreten des Steinbruchs auf dem Plettenberg sowie tatkräftige Unterstützung bei Profilaufnahmen und Fossilaufsammlungen erhielten wir von den Herren Dr. M. Jäger, F. Lörcher und R. Uttenweiler (Firma Rohrbach Zement, Dotternhausen).

2. Die Ammonitenfauna des *bauhini*-Horizonts der Hauffianum-Subzone

Die im folgenden beschriebene Ammonitenfauna stammt im wesentlichen von den beiden etwa 0,5 km voneinander entfernten Fundpunkten „Scheibenhalde“ und der „Wulfbachquellhöhle“ bei Mühlheim/Donau (Schweigert 1995c; Jantschke & Straub 1996) sowie aus dem Steinbruch der Firma Rohrbach Zement auf dem „Plettenberg“ bei Schömberg. Ergänzendes Material lieferten Aufsammlungen von den klassischen Fundstellen am „Hundsrücken“ bei Streichen und am „Sauserbrunnen“ bei Laufen/Eyach. Die stratigraphische Position des *bauhini*-Horizonts im Profil und das geologische Umfeld dieser Fundpunkte werden im Anschluß an die systematische Beschreibung der Fauna ausführlich geschildert. Zur Lage der untersuchten Lokalitäten und Profile vgl. Abb. 1.

Bei den im folgenden Abschnitt aufgeführten und beschriebenen Ammonitenarten finden in der Systematik die Dimorphismus-Beziehungen Berücksichtigung, soweit sie sich anhand des horizontierten Materials aus dem *bauhini*- und benachbarten Faunenhorizonten ermitteln ließen. Teilweise mußten deswegen bisherige Untergattungen in den Gattungsrang erhoben werden, weil sonst die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen verschleiert würden.

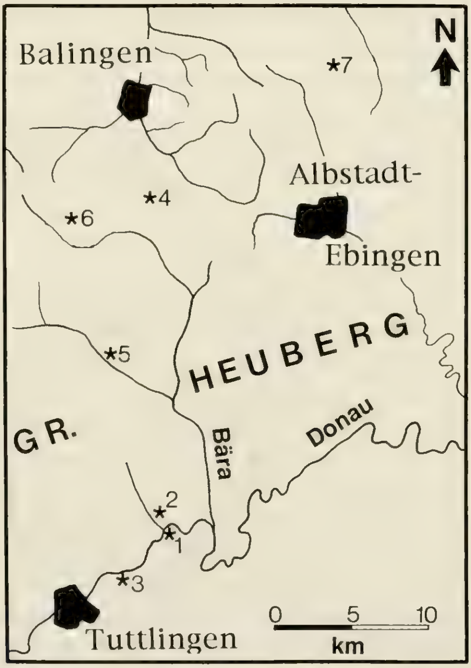


Abb. 1. Wichtige fossilführende Lokalitäten in der jüngeren Bimammatum- und Planula-Zone im Gebiet der westlichen Schwäbischen Alb. – 1: Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde“; 2: Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle; 3: Nendingen, Donautalstraße; 4: Lochengebiet, „Rübenhau“; 5: Reichenbach am Heuberg; 6: Plettenberg; 7: „Hohler Fels“ bei Albstadt-Onstmettingen.

2.1. Systematik

Familie Cardioceratidae SIEMIRADZKI 1898
Unterfamilie Cardioceratinae SIEMIRADZKI 1898

Gattung *Amoeboceras* HYATT 1900

Typusart: *Ammonites alternans* v. BUCH 1831.

Amoeboceras bauhini (OPPEL) [m]

Taf. 1, Fig. 1–26; Taf. 2, Fig. 2; Abb. 2a–k

v 1857 *Ammonites alternans quadratus.* – QUENSTEDT, Taf. 74, Fig. 6.
v* 1863 *Ammonites bauhini.* – OPPEL, S. 210.
v 1995b *Amoeboceras (Amoebites) bauhini* (OPPEL). – SCHWEIGERT, S. 173, Abb. 1, Fig. f–g. – [Mit ausführlicher Synonymie]

Holotypus: Orig. zu QUENSTEDT 1857, Taf. 74, Fig. 6 (designiert von OPPEL selbst), aufbewahrt am GPIT.

Typushorizont: *bauhini*-Horizont (siehe SCHWEIGERT 1995b).

Material: 147 Exemplare (Scheibenhalde: 31, Wulfbachquellhöhle: 9, Plettenberg: 93, Sauserbrunnen: 14).

Obwohl einerseits nicht nur QUENSTEDT, sondern auch OPPEL den Fundhorizont von *A. bauhini* sehr präzise angaben, wurde die Art vielfach recht unterschiedlich interpretiert und insbesondere mit Amoeboceraten aus dem Grenzbereich Galar/Platynota-Zone verwechselt. Vom Plettenberg und der „Scheibenhalde“ liegen so viele Exemplare vor, daß das Variationsspektrum der Art sehr gut abdeckt wird. Trotz der – auch bei anderen Vertretern der Cardioceratinae üblichen – enormen morphologischen Variabilität ist die Art in aller Regel gut kenntlich. Selbst eine eigentümliche Form mit einer abrupt einsetzenden außerordentlich feinrippigen Skulptur im Adultstadium, ähnlich derjenigen, die FISCHER (1913) aus einem wesentlich jüngeren Faunenhorizont (vgl. S. 38) unter dem Artnamen *Cardioceras haizmanni* beschrieb, fällt unter die Variationsbreite von *Amoeboceras bauhini* (vgl. Taf. 1, Fig. 26). In einem großen Steinbruch in South Ferriby/Lincolnshire ließen sich pyritisierte, meist körperlich erhaltene Amoeboceraten aus der untersten Partie des Kimmeridge Clays (basale Baylei-Zone) in größerer Zahl horizontiert sammeln. Die Stücke wurden bereits von BIRKELUND & CALLOMON (1985, Taf. 9, Fig. 13) mit der Art *Amoeboceras bauhini* identifiziert. Eine größere Kollektion dieser Amoeboceraten zeigt nun, daß diese nicht nur die morphologischen Merkmale von *A. bauhini* besitzen, sondern auch eine mit den süddeutschen Stücken vollkommen identische Variationsbreite. Da man bei einem Vergleich zwischen weiter entfernten Gebieten eventuell mit dem Phänomen geographischer Rassen zu rechnen hat, ist dieser Befund eigentlich überraschend. Wir können jedenfalls davon ausgehen, daß zwischen dem süddeutschen und dem britischen Horizont mit *A. bauhini* nicht nur kein mittels paläontologischer Methoden weiter auflösbarer Altersunterschied besteht, sondern daß auch der Faunenaustausch zu dieser Zeit für Amoeboceraten nicht behindert war, während umgekehrt mediterrane Faunenelemente (z. B. Oppeliiden) nur eingeschränkt in den subborealen Raum vordringen konnten.

Die Art *Amoeboceras bauhini* wird aufgrund ihrer relativen Häufigkeit, guten Kenntlichkeit und ihrer weiten geographischen Verbreitung zur Nominatart des *bauhini*-Faunenhorizonts bestimmt.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 23276/3	15,5	5,5	5,8	5,8	17	26
SMNS 26934/2	16,5	6	6,5	9,3	10	17
SMNS 23276/4	17,4	6,3	6,3	7,8	17	29
SMNS 62779/1	17,8	6	7	8	13	23
SMNS 62868/5	18	7	7	7	17	27
SMNS 26938/1	18	6,5	7	8	13	22
SMNS 26934/3	18,7	7,2	7	9,8	21	32
SMNS 62868/2	18,8	6,2	7,3	5,5	21	38
SMNS 62868/3	18,8	6,6	7,2	7,5	19	29
SMNS 62868/4	19	7,8	8,7	8	26	40
SMNS 62691/1	19,5	7	7,3	7,8	16	24
SMNS 26938/4	19,5	7,8	8,2	9	17	26
SMNS 23276/2	20	7,5	7,2	8	16	22
SMNS 62868/6	21,5	8,8	7,5	8	21	33
SMNS 62779/2	22	7,7	8	9,5	16	25
SMNS 62868/4	24,5	8,8	9,5	10	18	25
SMNS 26934/1	26,8	9,5	10,8	11,5	17	27
JHC a	12	4	4,5	7,2	14	21
JHC b	14,8	5,5	6,3	10	10	18
JHC c	15,3	5,4	5,8	6	20	28
JHC d	20	7	8	8	16	25

Amoeboceras schulginae Mesezhnikov [M]
Taf. 2, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 3

* 1967 *Amoeboceras (Prionodoceras) schulginae* Mesezhnikov, sp. nov. – Mesezhnikov, S. 123, Taf. 1, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 1.
v 1995b *Amoeboceras schulginae* Mesezhnikov. – Schweigert, S. 178, Abb. 1, Fig. a–e. – [Mit ausführlicher Synonymie].

Holotypus: Orig. zu Mesezhnikov 1967, Taf. 3, Fig. 1, aufbewahrt in der Sammlung des VNIGRI in St. Petersburg (Nr. 24/686).

Material: 3 Exemplare (Lochen, Wurmlingen; 1 Fragment vom Plettenberg, SMNS Inv.-Nr. 62884, leg. R. Straub).

Eigenartigerweise sind makroconche Amoeboceraten im submediterranen Oberjura ausgesprochen selten, wenngleich sie nicht vollständig fehlen. Bislang liegt aus dem gesamten Schwäbischen Jura neben den beiden bekannt gewordenen Exemplaren dieser Art noch ein Windungsfragment aus dem *bauhini*-Horizont des Plettenbergs vor. Es ist allerdings nicht auszuschließen, daß die außerordentliche Seltenheit auch daran liegt, daß der Fundhorizont nicht allzu oft aufgeschlossen ist und bis jetzt auch noch nie flächenhaft besammelt werden konnte. Juvenile makroconche Exemplare sind möglicherweise schwer von den Mikroconchen unterscheidbar. Andererseits findet man jedoch im borealen Oberjura fast ausschließlich Makroconche, während dort wiederum Mikroconche zu den größten Seltenheiten gehören. Dieses auch anderen Vertretern der Cardioceratinae eigene Phänomen spricht für besondere, zur Zeit noch nicht deutbare Fortpflanzungsmechanismen.

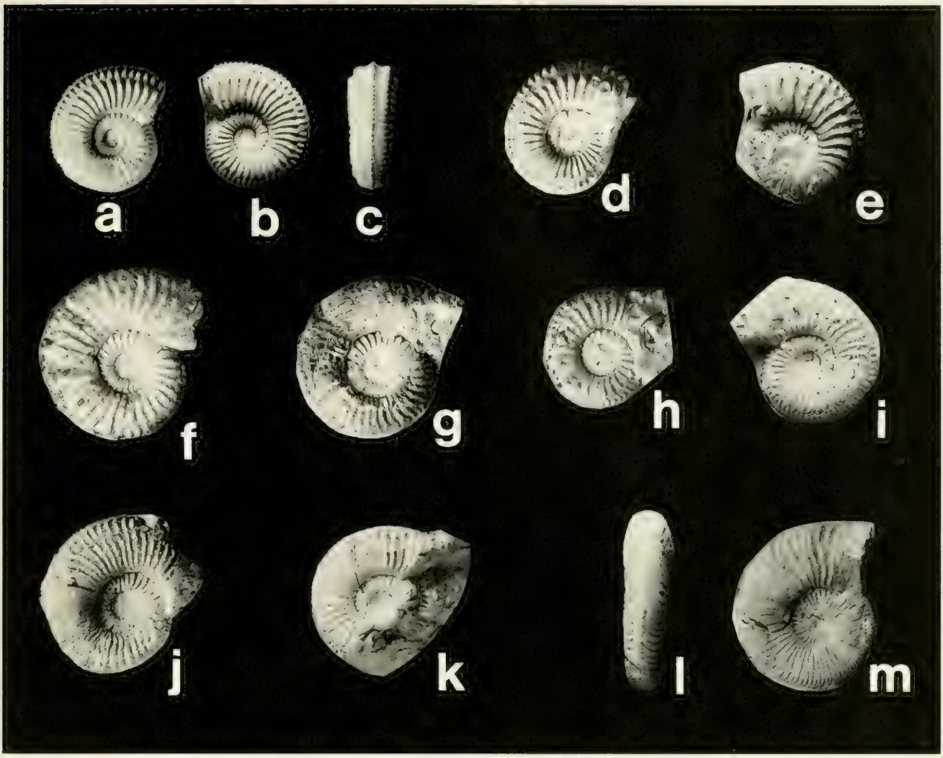


Abb. 2. a–f: *Amoeboceras bauhini* (Oppel). (SMNS 62868/5 (a–c), 62868/4 (d), 62868/8 (e), 62868/1 (f), 62868/6 (g), 62868/9 (h), 62868/3 (i), 62868/7 (j), 62868/2 (k); leg. A. Lehmkuhl & G. Schweigert). – x1.
l–m: *Euprionoceras*? sp. (SMNS 62871, leg. A. Lehmkuhl). Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg. – x1.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 62562	40	12	13	(9)	11	15
SMNS 9716	40,5	15	14	12	12	19

Gattung *Euprionoceras* ? Spath 1935 [M]

Typusart: *Euprionoceras kochi* Spath 1935.

Euprionoceras ? n. sp. aff. *kochi* Spath
Taf. 3, Fig. 1; Abb. 2 l–m

Material: 3 Exemplare (Plettenberg), ? 1 juveniles Exemplar von South Ferriby.

Obwohl die Amoeboceraten eine bemerkenswerte Variabilität aufweisen, fallen einige wenige Reste durch eine ganz abweichende Skulptur auf. Sie besitzen im Gegensatz zu *Amoeboceras bauhini* keine retroradiate Berippung, keine marginale Skulpturabschwächung und keinen deutlich abgesetzten Kiel, sondern dichte, kräftige, nach vorn schwingende Rippen und einen hochovalen Querschnitt. Rippenspaltungen auf der Flanke scheinen auf Innenwindungen häufig zu sein, aber im Adultstadium nicht mehr aufzutreten. Auf dem Kiel kommt es zu einer einfachen, aber sehr prägnanten Aufgabelung der Rippen. Die Innenwindungen dieser Art könnte man allerdings auch als extreme Variante von *Amoeboceras bauhini* auffassen. Die Skulptur gibt keinerlei Hinweise auf das Vorliegen einer Pathologie, zumal es sich bei dem Wohnkammerbruchstück um ein sehr großes Exemplar handelt. Die bemerkenswerteste Ähnlichkeit besteht nicht zu makroconchen Amoeboceraten des späten Oxfordiums wie *A. rosenkrantzi* oder *A. marstonense*, sondern zu solchen aus der Eudoxus-Zone des höheren Kimmeridgiums, besonders zu *Amoeboceras (Euprionoceras) kochi*. Bei diesen sind im Gegensatz zu unseren Stücken bereits die Innenwindungen verhältnismäßig grob berippt. Das Auftreten dieses Morphotyps im Oxfordium/Kimmeridgium-Grenzbereich läßt eine sehr frühe Abspaltung dieser Gruppe vermuten.

Maße (rekonstruiert):

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 62471	56	21	18	15	~ 28	~ 28
JHC	21	6,7	7,5	7,5	~ 26	~ 40
SMNS 62871	22	7,3	9	6,5	21	30

Familie Oppeliidae Bonarelli 1894
Unterfamilie Taramelliceratinae Spath 1928

Gattung *Taramelliceras* Del Campana 1905

Typusart: *Ammonites trachynotus* Oppel 1863.

Taramelliceras hauffianum (Oppel) [M]

Taf. 3, Fig. 3–5

v 1857 *Ammonites flexuosus.* – Quenstedt, S. 595, Taf. 74, Fig. 7.
v* 1863 *Ammonites Hauffianus.* – Oppel, S. 211, Taf. 56, Fig. 1–2.
v 1887 Ammonites cf. *gmelini.*– Quenstedt, S. 857, Taf. 93, Fig. 16.
v 1887 *Ammonites flexuosus spoliatus.* – Quenstedt, S. 907, Taf. 98, Fig. 1–3.
1893 *Neumayria pseudoflexuosa* Favre. – Choffat, S. 23, Taf. 16, Fig. 15–17.
v 1929 *Oppelia hauffiana* Opp. – Wegele, S. 16, Taf. 26, Fig. 1–3.
v 1955 *Taramelliceras (Taramelliceras) hauffianum* (Oppel). – Hölder, S. 108, Taf. 18, Fig. 19; Beil. 8, Fig. 91–93.
1978 *Taramelliceras hauffianum* (Opp.). – Olóriz, S. 91, Taf. 9, Fig. 1a–b.

Lectotypus: Orig. zu Oppel 1863, Taf. 56, Fig. 1, hiermit designiert. Hölder (1955: 107) bezeichnete dieses von Wegele (1929, Taf. 26, Fig. 2a–b) erneut abgebildete Stück irrtümlicherweise als „Holotypus“ der Art, obwohl Oppel eine Syntypen-Serie von 30 Exemplaren angab und 2 davon abbildete.

Typushorizont: *bauhini*-Horizont.

Material: 86 Exemplare (Scheibenhalde: 46, Wulfbachquellhöhle: 9, Plettenberg: 19, Hundsrücken: 12).

Hölder (1955) stellte der Subzonen-Nominatart noch die Unterart *T. hauffianum rieberi* zur Seite. Im *bauhini*-Horizont tritt aber praktisch ausschließlich die dick aufgeblähte, auf der Externseite – von ab und zu auftretenden schwachen runden

Knötchen abgesehen – nahezu glatte Form auf, die dem Lectotypus der Art entspricht. Die Syntypenserie stammt denn auch aus dem *bauhini*-Horizont des Hundsrückens bei Balingen. Im Gegensatz zu vielen anderen Taramelliceraten ist *Taramelliceras hauffianum* sehr leicht kenntlich, da die Variabilität der Art außergewöhnlich gering ist. Dies ermöglicht es, auch in mediterranen Gebieten, in denen Amoeboceraten nicht mehr vorkommen, stratigraphische Äquivalente des *bauhini*-Horizonts sicher anzusprechen.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2	K/2
SMNS 62694/2	36	5	20	?	10	38	6
SMNS 62693/2	41	5,5	22	17,8	8	32	(2)
SMNS 62695	47,3	7,2	26	18	13	35	5
SMNS 62693/1	48,8	6,2	26,3	21,5	11	32	7
SMNS 62694	58,5	8,5	32	23	11	38	8
SMNS 62878	61	6	35	22,5	9	31	7

Taramelliceras broilii (Wegele) [M]

Taf. 3, Fig. 7–9

v* 1929 *Oppelia Broilii* n. sp. – Wegele, S. 20, Taf. 26, Fig. 10.
v 1955 *Taramelliceras (Taramelliceras) broilii.* – Hölder, S. 109, Abb. 89–90.
1991 *Taramelliceras costatum* (Quenstedt). – Malinowska, Taf. 7, Fig. 9.
1991 *Taramelliceras rigidum* (Wegele). – Malinowska, Taf. 7, Fig. 2–3.
v 1994 *Taramelliceras (Taramelliceras) broilii* (Wegele 1929). – Schlegelmilch, Taf. 9, Fig. 1.

Holotypus: Orig. zu Wegele 1929, Taf. 26, Fig. 10, aufbewahrt an der BSPM.
Typushorizont: ? *bauhini*-Horizont.
Material: 4 Exemplare (Scheibenhalde: 2, Wulfbachquellhöhle: 2).

Zwei nicht komplette Einzelstücke von der Wulfbachquellhöhle und zwei zusätzliche Fragmente in einem Handstück von der Scheibenhalde, die aber wahrscheinlich von demselben Individuum stammen, unterscheiden sich von *Taramelliceras hauffianum* durch ihren wesentlich schlankeren Querschnitt, die regelmäßigen rundlichen Externhöckerchen und eine markante, eckig wirkende Flankenskulptur. Diese Stücke leiten sich vermutlich von der *Taramelliceras costatum*-Gruppe ab und entsprechen recht gut der Beschreibung und Abbildung Wegeles. Der Typus der Art wird aus der Planula-Zone der Fränkischen Alb angegeben. Im Schwäbischen Jura kommt die Art nur im Grenzbereich von Weißjura alpha zu Weißjura beta vor. Die von Hölder (1955) abgebildeten Exemplare vom Lochensteinbruch und von Reichenbach/Heuberg stammen wahrscheinlich auch aus dem *bauhini*-Horizont. Aus der Planula-Zone der Schwäbischen Alb scheint die Art bisher nicht vorzuliegen, so daß die Fundschicht-Angabe von Wegele (1929) vielleicht auch auf einem Irrtum beruhen könnte.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2	K/2
SMNS 62750/1	33,5	6	18,2	10	6	23	10

Gattung *Metahaploceras* Spath 1925

Typusart: *Metahaploceras strombecki* Oppel 1857 (obj. Syn.: *M. affine* Spath 1925).

Metahaploceras muehlheimense n. sp. [M]

Taf. 2, Fig. 7–8

1887 *Ammonites flexuosus falcatus*. – Quenstedt, S. 915, Taf. 99, Fig. 9 [in Tübingen nicht auffindbar], non Fig. 10–12 (= *Metahaploceras wenzeli*).
?v 1887 *Ammonites flexuosus*. – Quenstedt, S. 918, Taf. 99, Fig. 23.
v 1929 *Oppelia Wenzeli* Opp. – Wegele, S. 21, Taf. 27, Fig. 2–3, non Fig. 1.
1972 *Taramelliceras (Metah.) wenzeli* (Oppel). – Malinowska, Taf. 12, Fig. 6.
v 1974 *Taramelliceras (Metah.) wenzeli* (Oppel). – Nitzopoulos, S. 106, pars.
v 1974 *Taramelliceras litocerum* Oppel. – Nitzopoulos, S. 107, pars.
1991 *Taramelliceras wenzeli* (Oppel). – Malinowska, Taf. 9, Fig. 14–15, Taf. 11, Fig. 15.
1991 *Taramelliceras ausfeldi* (Wuertenb.). – Malinowska, Taf. 9, Fig. 12.

Holotypus: Orig. zu Taf. 2, Fig. 7, SMNS 62780/1 (leg. H. Bracher).

Locus typicus: Mühlheim/Donau, Flur „Scheibenhalde" 0,5 km N der Stadt gegenüber der Einmündung der Lippach in die Donau.

Stratum typicum: Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont.

Derivatio nominis: nach dem Fundort bei Mühlheim/Donau.

Material: 6 Exemplare vom locus typicus (weitere vom „Grat" bei Laufen/Eyach, von der Lippachmühle NW Mühlheim/Donau, dem Plettenberg und von Spielberg/Ries).

Diagnose. – Art der Gattung *Metahaploceras*, die ein frühes Skulpturstadium mit parallelen, ventromarginal in einem Knötchen zusammenlaufenden Sichelrippen besitzt. Daran schließt sich ein Stadium mit relativ weitständigen, einfachen Sichelrippen an, die gelegentlich schwache ventromarginale Knötchen tragen können. Die Altersskulptur besteht lediglich aus dichtgedrängten Anwachsstreifen.

Beschreibung. – Beim Holotypus handelt es sich um einen kalkigen Steinkern mit nahezu vollständiger Wohnkammer. Das Stück besitzt einen hochovalen Querschnitt. Die Skulptur besteht auf der Wohnkammer aus kurz aufeinanderfolgenden Sichelrippen, die durch Bündelung von Anwachsstreifen zustandekommen. Jede zweite bis dritte Rippe trägt auf der ventromarginalen Flanke ein Knötchen. Die Externseite ist bis auf die übersetzenden Wachstumsstreifen glatt. Im vordersten Teil der Wohnkammer sind nur noch dichtgedrängte Anwachsstreifen zu erkennen. Die nicht abgebildete Rückseite des Holotyps ist leicht angewittert und im vorderen Teil der Wohnkammer etwas deformiert.

Die im *bauhini*-Horizont auftretende Art *Metahaploceras muehlheimense* n. sp. besitzt eine erhebliche Variationsbreite, was die Ausprägung der Skulptur anbelangt. Die falcaten Rippen sind in der Regel nur wenig verdickt. Bei einigen Stücken mit Resten der Schale kann man erkennen, daß die Skulptur auf der Schalenaußenseite wesentlich schwächer ausgeprägt ist als auf der Innenseite.

Bei dem Exemplar SMNS 62780/4 handelt es sich um eine extreme Variante, bei der das frühe Skulpturstadium extrem lang beibehalten wird. Jeweils 2 Rippen verlaufen parallel zueinander und treffen sich auf der marginalen Flanke in einem Knoten. Diese Rippenpaare haben einen relativ weiten Abstand voneinander. Zwischen sie schalten sich jeweils 1 bis 2 externe Schaltrippen ein, von denen die innere vom vorangehenden Rippenpaar wie abgeschnitten erscheint.

Differentialdiagnose. – Eine große Verwechslungsgefahr besteht mit *Metahaploceras wenzeli* (Oppel). Wegele (1929) vermutete sogar eine Identität der Oppelschen Art mit der hier neu beschriebenen und führte deswegen für die Art aus der höheren Planula-Zone den neuen Namen *Oppelia pseudowenzeli* ein. Es besteht aber kein Zweifel, daß der Typushorizont von *M. wenzeli* in der höheren Planula-Zone liegt, wie dies Dieterich (1940) nachdrücklich betonte, so daß *Metahaploceras pseudowenzeli* mit *M. wenzeli* synonym ist. Bei *Metahaploceras wenzeli* sind kaum Knötchen ausgebildet, und die Sichelrippen haben eher die Tendenz, sich aufzugabeln, anstatt sich marginal wieder zu vereinigen. Für die morphologische Variante mit lateralen Knötchen aus der Planula-Zone verwendete Wegele (1929: 23) den Artnamen „*Oppelia ausfeldi* Wuertenberger". Auch ist der Rippenabstand bei *M. wenzeli* im allgemeinen geringer, und die Rippen selbst sind gegenüber den Anwachsstreifen stärker verselbständigt. *Metahaploceras litocerum* (Oppel) läßt die markante Bündelung der Anwachsstreifen zu Sichelrippen vermissen.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ar/2
62780/1 (Holotypus)	40	5	19	12	18
62780/2 (Paratypus)	32	4,5	17	10	13
62780/3 (Topotypus)	33,5	4	16,5	10	13
62780/4 (Extremform)	40	5,5	20	12	22
62882 (Extremform)	40	5,2	20,8	?	(–)

Gattung *Lingulaticeras* Ziegler 1958

Typusart: *Ammonites nudatus* Oppel 1863.

Lingulaticeras crassum Ziegler [m]

Taf. 3, Fig. 6

1893 *Oppelia nimbata* (Oppel). – Choffat, S. 21, Taf. 17, Fig. 5, non Taf. 6, Fig. 16.
v* 1958 *Glochiceras (Lingulaticeras) crassum* n. sp. – Ziegler, S. 129, Taf. 13, Fig. 3–4.
1972 *Glochiceras (Lingulaticeras) crassum* Ziegler. – Malinowska, S. 15, Taf. 12, Fig. 6.
non 1991 *Glochiceras (Lingulaticeras) crassum* Ziegler. – Gygi, S. 20, Taf. 7, Fig. 2.
v 1994 *Glochiceras crassum* Ziegler. – Schlegelmilch, Taf. 16, Fig. 9.

Holotypus: Orig. zu Ziegler, Taf. 13, Fig. 3–4; aufbewahrt am SMNS (Nr. 19366, leg. E. Rebholz).
Typushorizont: *bauhini*-Horizont.
Material: 30 Exemplare (Scheibenhalde: 17, Wulfbachquellhöhle: 3, Plettenberg: 9, Sauserbrunnen: 1).

Sämtliche Exemplare aus dem Material Zieglers stammen von einer einzigen Fundstelle bei Mühlheim/Donau, dem *bauhini*-Horizont der „Scheibenhalde". Die Art stellt ohne Zweifel den Mikroconch von *Taramelliceras hauffianum* (Oppel) dar. Innenwindungen letzterer Art sind bis zu einem gewissen Stadium praktisch nicht von *L. crassum* unterscheidbar. Die für „Glochiceraten" extreme Windungsbreite korreliert mit derselben Entwicklung bei *T. hauffianum*. Bei dem von Gygi (1991) aus der Galar-Subzone der Schweiz abgebildeten Stück handelt es sich hingegen um die Innenwindung eines Taramelliceraten der *rigidum*-Gruppe. *Lingulaticeras crassum* stellt zwar eine relativ kleinwüchsige Art dar (vgl. Ziegler 1958), doch ist die

Endgröße außerordentlich variabel, und es kommen Exemplare vor, die beinahe den doppelten Durchmesser des Holotypus erreichen.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 62877/1	13,5	4,3	5,5	4,5	–	(–)
SMNS 62877/2	14	4,5	5,2	4,8	–	(–)
SMNS 19367	14	4	5,5	5	–	(–)
SMNS 62877/3	16,5	5	6,3	5,5	–	(–)
SMNS 62877/4	19,5	6,2	7,5	~5,5	–	31

„*Lingulaticeras*“ cf. *modestiforme* (Oppel) [m]

Taf. 2, Fig. 4, 5, 9

cf. 1863 *Ammonites modestiformis.* – Oppel, S. 192, Taf. 54, Fig. 5.
cf. 1958 *Glochiceras (Coryceras) modestiforme* (Oppel). – Ziegler, S. 125, Taf. 11, Fig. 19–27.
1991 *Glochiceras (Coryceras) canale* (Quenstedt). – Gygi, S. 18, Taf. 5, Fig. 1.
cf. 1991 *Glochiceras (Coryceras) modestiforme* (Oppel). – Gygi, S. 18, Taf. 5, Fig. 4–6.
cf. 1994 *Glochiceras (Coryceras) modestiforme* (Opp. 1863). – Schlegelmilch, S. 53, Taf. 16, Fig. 4.

Material: 17 Exemplare (Scheibenhalde: 10, Wulfbachquellhöhle: 2, Plettenberg: 2, Sauserbrunnen: 3).

Bei „*Lingulaticeras*“ *modestiforme* handelt es sich um kleinwüchsige „Glochiceraten“ mit einer bemerkenswert langen lateralen Rinne. Die bezeichnendsten Vertreter dieser Art stammen aus der Planula-Zone, doch kommen von diesen kaum unterscheidbare Formen bereits im *tizianiformis*-Horizont der Bimammatum-Zone vor (vgl. S. 30, = „*laufenensis*-Horizont“ in Schweigert 1995a, 1995b). Damit deckt sich deren Verbreitung mit den augenscheinlich zugehörigen Makroconchen der *Metahaploceras litocerum*-Gruppe. Im *bauhini*-Horizont stellt die Chronospezies *Metahaploceras muehlheimense* n. sp. den Makroconch zu „*Lingulaticeras*“ cf. *modestiforme* dar. Die Art *modestiforme* wird abweichend zur bisherigen Ansicht vorläufig zur Gattung *Lingulaticeras* gestellt, da die Gattung *Coryceras* Ziegler, 1958 (TA: *Ammonites microdomus* Oppel) durch externe Knötchen gekennzeichnet ist. Die Gattung *Lingulaticeras* stellt zwar (s. o.) die Mikroconche zur Gattung *Taramelliceras* s. str. dar, doch steht die Gattung *Metahaploceras* der Gattung *Taramelliceras* offenbar so nahe, daß sich die Mikroconche kaum generisch abtrennen lassen.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb
SMNS 62791	18	5	7,5	3,5
SMNS 62873/1	19,5	5,5	7,8	3,5
SMNS 62873/2	20,5	6	8,2	2
SMNS 62872	23,2	7	9	?

Unterfamilie Streblitinae Spath 1925

Gattung *Streblites* Hyatt 1900

Typusart: *Ammonites tenuilobatus* Oppel 1858.

Streblites kobyi (Choffat) [M]

Taf. 3, Fig. 2

* 1893 *Neumayria Kobyi*, Choffat. – Choffat, S. 22, Taf. 16, Fig. 13–14, Taf. 16^{bis}, Fig. 2.
non 1979 *Metahaploceras kobyi* (Choffat, 1893). – Sapunov, S. 55, Taf. 12, Fig. 3.
1994 *Taramelliceras (Metahaploceras ?) kobyi kobyi* (Choffat). – Schlegelmilch, S. 38, Taf. 10, Fig. 7.

Lectotypus: Orig. zu Choffat 1893, Taf. 16, Fig. 13, hiermit designiert.
Material: 6 Exemplare (Scheibenhalde: 5, Wulfbachquellhöhle: 1).

Streblites kobyi ist im Gegensatz zu den oben angeführten Taramelliceraten wesentlich schlanker und sehr hochmündig. Auf der Externseite sind dichte Knötchen durch kalzitische Relikte angedeutet. Die Berippung ist auf der Flanke relativ schwach. Auf der Marginalseite sind ab und zu etwas nach vorn geneigte Knötchen entwickelt, dazwischen treten feinere Rippen auf. In süddeutschen Fossillisten (z.B. Koerner 1963) ist die Art häufig als *Taramelliceras externnodosum* Dorn bezeichnet. Letztere Art stammt aus der Hypselus-Subzone und unterscheidet sich von *Streblites kobyi* durch eine auch auf der Flanke kräftige, falcate Berippung und eine schon in einem frühen Stadium beginnende mediane Abflachung. Auch *Taramelliceras externnodosum* Dorn ist als früher Vertreter der Gattung *Streblites* anzusehen. Eine Verwendung der Gattung *Strebliticeras* Hölder 1955 für solche frühe Vertreter der Gattung ist nicht praktikabel, da es sich bei der Typusart von *Strebliticeras* (*Ammonites pictus tegulatus* Quenstedt) um einen echten *Streblites* und keineswegs um eine Frühform derselben handelt (vgl. Ziegler 1974: 35).

Die zugehörigen Mikroconche zu *Streblites kobyi* sind bislang nicht sicher identifizierbar. Nach den aus anderen Faunenhorizonten gewonnenen Erkenntnissen muß es sich um einen Vertreter der Gattung *Coryceras* handeln.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	K/2
SMNS 62696/2	55,5	7	33	18	10–11
SMNS 62696/1	62,3	6,8	35,5	16,5	10–11

Gattung *Trimarginites* Rollier 1909

Typusart: *Ammonites trimarginatus* Oppel 1857.

Trimarginites trimarginatus (Oppel) [M]

Taf. 2, Fig. 11

* 1857 *Ammonites trimarginatus.* – Oppel, S. 687.
v 1887 *Ammonites complanatus.* – Quenstedt, S. 833, Taf. 91, Fig. 33–34.
1961 *Trimarginites arolicus* (Oppel). – Christ, Taf. 16, Fig. 2–3.
1994 *Trimarginites trimarginatus* (Opp. 1857). – Schlegelmilch, S. 47, Taf. 14, Fig. 6.

Holotypus: Orig. zu Oppel 1862, Taf. 50, Fig. 2.
Material: 15 Exemplare (Scheibenhalde 10, Wulfbachquellhöhle: 2, Plettenberg: 3).

Trimarginites trimarginatus unterscheidet sich von den gleichzeitig vorkommenden Mikroconchen durch eine wesentlich schneller zunehmende Windungshöhe, wodurch das Gehäuse engnabeliger wird. Abgesehen von den 3 Kielen ist fast keine

Skulptur entwickelt, wodurch es praktisch unmöglich gemacht wird, isolierte Exemplare aus verschiedenen Faunenhorizonten noch näher zu unterscheiden.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb
SMNS 62869	32,5	4	17	–
SMNS 62697/2	33,5	5	18,5	8
SMNS 62697/1	34,5	5,5	17,8	–
GPIT (Qu. 91/34)	55	7	29,5	?

Trimarginites aff. *stenorhynchus* (Oppel) [m]

Taf. 2, Fig. 10

aff. 1863 *Ammonites stenorhynchus.* – Oppel, S. 189, Taf. 52, Fig. 1.
pars 1961 *Trimarginites stenorhynchus* (Oppel). – Christ, Taf. 16, Fig. 4, non Fig. 5.
1994 *Trimarginites stenorhynchus* (Opp. 1863). – Schlegelmilch, S. 46, Taf. 14, Fig. 4.

Material: 17 Exemplare (Scheibenhalde 4, Wulfbachquellhöhle: 10, Plettenberg: 3).

Diese Art, der mikroconche Partner von *T. trimarginatus*, besitzt auf der Wohnkammer recht auffällige Rippen auf dem äußeren Flankendrittel, während die innere Flanke glatt ist. Der Typus von *T. stenorhynchus* stammt aus der Transversarium-Zone. Nach derzeitiger Kenntnis kommen Trimarginiten – zumindest in Süddeutschland – nicht jünger als im *bauhini*-Horizont vor. Anderslautende Angaben (z. B. Christ 1961: 315, Ziegler 1974, Abb. 19) beruhen offensichtlich auf falschen stratigraphischen Einstufungen oder anderen Verwechslungen. Die Chronospezies aus dem *bauhini*-Horizont besitzt eine ausgeprägte Berippung, die auf die äußere Windungsflanke beschränkt bleibt, während die innere Flanke glatt ist.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ar/2
SMNS 62870	34,2	6,5	16,5	–	(5)
SMNS 62835	38	7	17	8	(13)

Unterfamilie Glochiceratinae Hyatt 1900

Gattung *Ochetoceras* Haug 1885

Typusart: *Ammonites canaliculatus* von Buch 1831.

Ochetoceras marantianum (d'Orbigny) [M]

Taf. 2, Fig. 3

* 1850 *Ammonites marantianus.* – d'Orbigny, S. 533, Taf. 207, Fig. 3–5.
? 1857 *Ammonites canaliculatus.* – Quenstedt, S. 594, Taf. 74, Fig. 5.
1994 *Ochetoceras marantianum* (d'Orbigny, 1850). – Cariou *in* Fischer, S. 174, Taf. 75, Fig. 5–6, [non Fig. 7 = *O. semifalcatum*].

Lectotypus: Orig. zu Fradin 1948, Taf. 13, Fig. 4, aus Sammlung d'Orbigny. Aufbewahrt am Institut de Paléontologie du Muséum de Paris, Nr. 3542–2; erneut abgebildet von Cariou *in*: Fischer 1994, Taf. 75, Fig. 5. Die Bestimmung als „type" der Art erfolgte bei Fradin (1948) ohne jegliche Begründung. Es ist möglich, aber keinesfalls sicher, daß das von Fra-

DIN abgebildete Stück der Taf. 207, Fig. 3–4 in D'ORBIGNY (1850) zugrunde lag. Die endgültige Bestimmung des Lectotypus liegt erst bei CARIOU vor. CARIOU (1994: 174) gibt die Bimammatum-Subzone als Typushorizont der Art an.

Material: 8 Exemplare (Scheibenhalde: 2, Wulfbachquellhöhle: 1, Plettenberg: 4, Hundsrücken: 1).

Ochetoceraten sind im *bauhini*-Horizont nicht allzu selten, während sie im darüberfolgenden Horizont im Schwäbischen Jura bisher nicht nachgewiesen wurden und auch unmittelbar darunter nur allergrößte Seltenheiten darstellen. Im noch etwas älteren *bimammatum*-Horizont ist die Gattung mit der dichtrippigen Chronospezies *Ochetoceras semifalcatum* (OPPEL) häufig vertreten, die auf der inneren Flanke nur schwach skulpturiert ist. Bei *O. marantianum* sind die Sichelrippen auf der äußeren Flankenhälfte im Adultstadium etwas stärker geschwungen. Einzelne Exemplare lassen sich indessen nicht immer eindeutig der einen oder anderen Chronospezies zuordnen. Gelegentlich treten auch Stücke mit sehr schwacher Skulptur auf, wobei die Berippung weitständig ist und kaum eine Marginalrinne ausgebildet wird.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 62701/2	29,5	5	16,5	7	(9)	23
GPIT (QU. 91/34)	47	6	26	–	(14)	29
SMNS 62701/1	68,3	8	38,5	14	(16)	36

Gattung *Glochiceras* HYATT 1900

Typusart: *Ammonites nimbatus* OPPEL 1862.

Glochiceras tectum ZIEGLER [m]

Taf. 2, Fig. 6

v* 1958 *Glochiceras (Glochiceras) tectum* n. sp. – ZIEGLER, S. 109, Taf. 10, Fig. 6.
v 1994 *Glochiceras (Glochiceras) tectum* ZIEGLER. – SCHLEGELMILCH, S. 51, Taf. 15, Fig. 15.

Holotypus: Orig. zu ZIEGLER 1958, Taf. 10, Fig. 6, aufbewahrt am SMNS (19346).
Material: 3 Exemplare (Scheibenhalde 2, Wulfbachquellhöhle: 1).

Die Art *G. tectum* wurde von ZIEGLER (1958) nach Material aufgestellt, das aus der Umgebung von Mühlheim/Donau stammt. Nach der Gesteinfazies kann der Holotypus nur aus dem *bimammatum*-Horizont der Fundstelle am ehemaligen Bahnwärterhaus stammen (vgl. SCHWEIGERT 1995a). Die Gattung *Glochiceras* s. str. stellt den mikroconchen Partner von *Ochetoceras* dar. Dies wird vor allem in Faunenhorizonten des jüngeren Kimmeridgiums (Setatum- und Ulmense-Subzone) deutlich, in denen Ochetoceraten in Süddeutschland einen hohen Anteil an der Ammonitenfauna besitzen. Auch bereits im Mittel-Oxfordium (Transversarium-Zone, Parandieri-Subzone) wird beim Vergleich frühontogenetischer Entwicklungsstadien (ZIEGLER 1974: 29) ein Dimorphismus zwischen den Arten *Ochetoceras canaliculatum* (VON BUCH) und *Glochiceras subclausum* (OPPEL) offensichtlich. Eine solche Beziehung vermutete bereits ROLLIER (1913). Zwar lassen sich die Makroconche aus dem *bimammatum*-Horizont (*Ochetoceras semifalcatum*) relativ leicht durch ihre dichte Skulptur von den Ochetoceraten aus dem *bauhini*-Horizont unterscheiden, doch sind die merkmalsärmeren Mikroconche morphologisch praktisch identisch.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb
SMNS 62702/1	29	7,5	11,5	6,5

Familie Aspidoceratidae Zittel 1895
Unterfamilie Aspidoceratinae Zittel 1895

Gattung *Aspidoceras* Zittel, 1868

Typusart: *Ammonites rogoznicensis* Zejszner 1846.

Aspidoceras atavum (Oppel) [M]

Taf. 4, Fig. 4; Taf. 6, Fig. 2–3

v* 1863 *Ammonites atavus* Opp. – Oppel, S. 216, Taf. 58, Fig. 3.
1978 *Aspidoceras binodum* (Oppel). – Wierzbowski, Taf. 10, Fig. 4.
1993 *Aspidoceras sesquinodosum* (Fontannes). – Sarti, Taf. 26, Fig. 1.
v 1994 *Aspidoceras atavum* (Opp. 1863). – Schlegelmilch, S. 126, Taf. 68, Fig. 1.

Holotypus: Orig. zu Oppel 1863, Taf. 58, Fig. 3 (durch Monotypie), aufbewahrt am SMNS (62721, Slg. O. Fraas).

Typushorizont: *bauhini*-Horizont.

Material: 6 Exemplare (Scheibenhalde: 1, Hundsrücken: 1, Plettenberg: 2; 1 Beleg aus dem *tizianiformis*-Horizont der Scheibenhalde, 1 cf.-Beleg aus dem *bimammatum*-Horizont des Plettenbergs).

Von der bereits von Oppel aufgestellten Art liegen nur wenige Neufunde vor, die allerdings ebenfalls die sehr bezeichnenden regelmäßigen, sehr weitständigen Knotenpaare aufweisen und die Berechtigung der Art bekräftigen. Auch nach heutiger Kenntnis ist *A. atavum* der älteste bekannte Vertreter der Gattung *Aspidoceras* im engeren Sinn. Enay (1966, Fig. 69) gibt ihr Vorkommen bereits in der Bimammatum-Subzone an. Dies trifft auch für den Schwäbischen Jura zu, wo aus dem *bimammatum*-Horizont des Plettenberg-Steinbruchs ein Exemplar horizontiert geborgen werden konnte (SMNS 62883, leg. A. Lehmkuhl). Checa (1985: 54ff) bezog die Art *atavum* ohne Kenntnis und Berücksichtigung des Fundhorizonts in *Aspidoceras binodum* (Oppel) mit ein. *Aspidoceras binodum* besitzt seinen Typushorizont in der Lacunosamergel-Formation des Schwäbischen Jura, und zwar in der mittleren Hypselocyclum-Zone. Die jüngere Art unterscheidet sich vor allem durch eine dichtere Beknotung, bei gleichzeitig weiterem Abstand der Knotenreihen voneinander.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	K/2
Holotypus (SMNS 67221)	48	15	(21)	(30,5)	4
SMNS 62711	19	5,8	7,5	11,8	4
SMNS 62880	120	29	42,5	50	~3

Unterfamilie Euaspidoceratinae SPATH 1931

Gattung *Epaspidoceras*? SPATH 1931

Typusart: *Aspidoceras subdistractum* WAAGEN 1875.

Epaspidoceras? *mamillanum* (QUENSTEDT) [M]

Taf. 6, Fig. 4

v* 1849 *Ammonites perarmatus mamillanus.* – QUENSTEDT, S.194, Taf. 16, Fig. 11.
cf. 1876 *Ammonites dornacensis.*– FAVRE, S. 52, Taf. 5, Fig. 6–7.
1887 *Ammonites perarmatus mamillanus.* – QUENSTEDT, S. 889, Taf. 96, Fig. 2–4.
1929 *Aspidoceras Bodeni* n. sp. – WEGELE, S. 36, Taf. 1, Fig. 1.
cf. 1962b *Paraspidoceras suevicum* n. sp. – ZEISS, S. 31, Taf. 1, Fig. 11, Taf. 4, Fig. 11.
v 1968 *Paraspidoceras mamillanum* (QU.). – SCHAIRER, Taf. 12, Fig. 1– 2.
v 1995 *Euaspidoceras (?) mamillanum* (QU. 1847). – SCHLEGELMILCH, S. 122, Taf. 65, Fig. 4, Taf. 66, Fig. 8.

Material: 2 Exemplare (Scheibenhalde).

Die Zuordnung zur Gattung *Epaspidoceras* ist sehr fraglich, da die indische Typusart auch auf inneren Windungen umbilikale Knoten besitzt. Eine Zugehörigkeit wäre nur dadurch zu beweisen, daß die zugehörigen Mikroconche identisch sind. HANTZPERGUE (1989) vermutet, daß diese Mikroconche bisher unter der Gattung *Simosphinctes* beschrieben wurden. Tatsächlich kommt es in einem bestimmten Faunenhorizont der Platynota-Zone, in der entsprechende Makroconche relativ häufig sind, auch zu einem Häufigkeitsmaximum der Art *Simosphinctes tieringensis* (FISCHER). Die Innenwindungen beider Arten sind kaum zu unterscheiden, und *Simosphinctes tieringensis* besitzt eine nur gering zerschlitzte, typisch aspidoceratoide Sutur. Der vermutete Dimorphismus ist deswegen sehr plausibel. Aus dem *bauhini*-Horizont liegen bislang noch keine Simosphincten vor.

Die Unterscheidung früher Chronospezies der eigentümlichen *mamillanum*-Gruppe ist wegen der geringen Zahl an Funden noch kaum möglich. Ein für Südwestdeutschland ältester horizontierter Fund dieser Gruppe stammt aus dem *bimammatum*-Horizont der Bimammatum-Zone des aufgelassenen Steinbruchs an der Klingelhalde bei Gosheim (leg. V. REICH, IGPS). Der Typushorizont der QUENSTEDTschen Art *mamillanum* ist nicht bekannt.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	K/2
SMNS 62751/1	77,5	29,5	28	18,2	10

Unterfamilie Physodoceratinae SCHINDEWOLF 1925

Gattung *Physodoceras* HYATT 1900

Typusart: *Ammonites circumspinosum* OPPEL 1863.

Physodoceras wulfbachense n. sp. [M]

Taf. 6, Fig. 1

? 1906 *Aspidoceras contemporaneum* E. Favre.– Burckhardt, S. 32, Taf. 5, Fig. 1–4.
v 1974 *Physodoceras altenense* (d'Orbigny).– Nitzopoulos, S. 81f., pars.
1968 *Physodoceras* sp. nov. aff. *altenense* (d'Orb.). – Loreau & Tintant, S. 354, Taf. 25, Fig. 2.
1985 *Physodoceras wolfi* (Neumayr). – Checa, S. 134ff. pars, Taf. 24, Fig. 5 (non Fig. 6), Taf. 25, Fig. 3 (non Fig. 1, 2, 4).

Holotypus: Orig. zu Taf. 4, Fig. 1, SMNS 62704.
Locus typicus: Mühlheim/Donau, „Wulfbachquellhöhle".
Stratum typicum: Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont.
Derivatio nominis: nach dem Fundort in der Wulfbachquellhöhle bei Mühlheim/Donau.
Material: 1 adultes Exemplar (= Holotypus), 1 Innenwindung.

Diagnose. – Sehr weitnabelige, großwüchsige Art der Gattung *Physodoceras* mit weitständiger, hoch auf der Flanke ansetzender Beknotung.

Beschreibung. – Beim Holotypus handelt es sich um einen Kalksteinkern. Ein Teil der Wohnkammer ist weggebrochen, doch ist die Mündung bis zum prorsiradiat verlaufenden Mundsaum erhalten. Der Steinkern ist bis zu einem Durchmesser von ca. 63 mm gekammert und weist leichte Lobendrängung auf. Die innersten Windungen scheinen glatt zu sein. Eine Innenwindung aus dem Steinbruch an der Steige von Gönningen nach Genkingen (leg. H. Jantschke) zeigt, daß zumindest kein bispinoses Stadium vorhanden ist. Auf den darauffolgenden Windungen treten weitständige Knoten (Stachelansätze) auf, die auch noch auf der Wohnkammer vorhanden sind und stets einen weiten Abstand voneinander behalten. Auf der nicht abgebildeten Rückseite des Holotypus ist der Nabel nicht freigelegt, um die umbilikalen Stacheln nicht zu zerstören. Diese sind deutlich nach innen geneigt.

Differentialdiagnose: Gegenüber den jüngeren Physodoceraten aus der Galar- und Platynota-Subzone (*Ph. altenense, Ph. circumspinosum*) zeichnet sich *Physodoceras wulfbachense* durch seine deutlich größere Nabelweite aus. Die umbilikale Stachelreihe befindet sich relativ hoch auf der Flanke, wobei die Stacheln einen weiten Abstand voneinander haben. Physodoceraten aus dem *planula*-Horizont der Planula-Zone haben gegenüber *Ph. wulfbachense* einen breiteren, niedrigeren Windungsquerschnitt.

Die Art stellt den ältesten bislang bekannten Vertreter der Gattung *Physodoceras* aus dem Schwäbischen Jura dar. Nitzopoulos (1974) erwähnt zwar Physodoceraten vom Profil „Kaserne" bei Spielberg am östlichen Riesrand aus Bänken, die den *bauhini*-Horizont enthalten, doch liegt in seinem Material nur ein einziges, stark verdrücktes Exemplar vor. In der Tethys scheint die Art etwas häufiger vorzukommen. Entsprechende Stücke aus der jüngeren Bimammatum-Zone wurden von Checa (1985) unter dem Namen *Physodoceras wolfi* (Neumayr) angeführt, obwohl der sehr schlecht erhaltene Holotyp von Neumayrs Art aus der Acanthicum-Zone stammen soll. Es liegt hier demnach sicher nur eine oberflächliche Ähnlichkeit vor. Die Funde solch früher Physodoceraten lassen erwarten, daß im *bauhini*-Horizont auch die ersten Sutnerien (= [m] von *Physodoceras*, vgl. Schweigert 1997) auftreten. Die Deutung der Gattung *Sutneria* als mikroconcher Partner von gewissen Aspidoceraten wurde bereits von Enay (1978: 109) vermutet.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	K/2
Holotypus	101,3	35,5	41,5	47,2	(3–4)

Gattung *Sutneria* Zittel 1884

Typusart: *Nautilus platynotus* Reinecke 1818.

Sutneria n. sp. aff. *cyclodorsata* (Moesch) [m]

Taf. 5, Fig. 3

Ein einziges Belegstück einer *Sutneria* in der Sammlung des SMNS könnte aus dem *bauhini*-Horizont stammen. Es wurde nach den sehr zuverlässigen Angaben des Sammlers E. Rebholz im Weißjura alpha am Konzenberg nördlich von Tuttlingen gefunden. Im Bereich der angegebenen Fundstelle stehen tatsächlich Impressamergel an. Die Fazies des Stücks besteht aus einem hellen mikritischen Kalk mit rostigen Poren, wie er in einer Bank des *bauhini*-Horizonts im Gebiet der Oberen Donau auftritt (z. B. Wulfbachquellhöhle, Scheibenhalde). Eine ähnliche Gesteinsausbildung kommt zwar auch in Schichten der Lacunosamergel-Formation der dortigen Gegend vor, doch sind diese Kalke dunkler gefärbt. An der angegebenen Fundstelle kann eine Herkunft aus jüngerem Hangschuttmaterial der Lacunosamergel-Formation ausgeschlossen werden. Das Fundstück erinnert dennoch stark an *Sutneria cyclodorsata* (Moesch), die einen vergleichsweise breiteren Querschnitt und eine feinere Skulptur auf der Externseite zu besitzen scheint. Obwohl die Mündung der kleinen *Sutneria* nicht erhalten ist, ist sie beinahe ausgewachsen, wie die Drängung der letzten Loben und die Skulpturentwicklung der Wohnkammer zeigt. Die nach hinten abknickenden Rippen spalten zwei- bis dreifach, gelegentlich sogar vierfach auf. Die Sekundärrippen auf der einen Flanke sind teilweise nicht mit der gegenüberliegenden Primärrippe verbunden, sondern mit einer vorangehenden oder darauffolgenden.

Die von Loriol (1903) aus den Geissberg-Schichten des ostfranzösischen Juras beschriebene Art *Sutneria ledonica* wurde von Geyer (1969) als ältester bekannter Vertreter der Gattung *Sutneria* angeführt. Die Fundschichten besitzen ein Ober-Oxfordium-Alter (Bifurcatus-Zone). Nach den Angaben von Enay (1966: 575) hat der sehr schlecht erhaltene, an der Universität Lyon aufbewahrte Holotypus jedoch nichts mit der Gattung *Sutneria* zu tun, und ein vorhandener Paratypus wird als mögliche Innenwindung von *Mirosphinctes frickensis* (Moesch) gedeutet. „*Sutneria ledonica*“ kommt daher nicht als Mikroconch von *Physodoceras wulfbachense* n. sp. in Frage.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 26143	10,8	3,8	4	5	12	30

Unterfamilie Epipeltoceratinae Donovan, Callomon & Howarth 1981

Gattung *Amoebopeltoceras* Schweigert 1995

Typusart: *Amoebopeltoceras albertii* Schweigert 1995.

Amoebopeltoceras albertii Schweigert [m]
Taf. 5, Fig. 5

v* 1995 *Amoebopeltoceras albertii* n. sp. – Schweigert, S. 3, Abb. 1–4.

Material: 1 Exemplar (Plettenberg, SMNS 62885, leg. M. Wisshak).

Ein einzelnes, körperlich erhaltenes juveniles Exemplar dieser äußerst seltenen mediterranen Ammonitengruppe liegt aus dem *bauhini*-Horizont des Plettenbergs vor. Es entspricht sehr gut dem Holotypus der Art und weist einen deutlichen Kiel auf. Seit der Aufstellung der Gattung sind aus dem Schwäbischen Jura neben diesem zwei weitere Exemplare der Art *A. albertii* aufgetaucht, von denen eines aus der Lochengegend mit Sicherheit, das andere von Reichenbach im Täle (östliche Schwäbische Alb) nach der Gesteinsausbildung zu urteilen höchstwahrscheinlich aus dem *bimammatum*-Horizont stammt. Die Makroconche von *Amoebopeltoceras* sind noch immer unbekannt.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ar/2
62885	12	4,7	3,5	4,8	11

Familie Perisphinctidae Steinmann 1890
Unterfamilie Ataxioceratinae Buckman 1916

Gattung *Orthosphinctes* Schindewolf 1925

Typusart: *Ammonites tiziani* Oppel 1863.

Orthosphinctes tiziani (Oppel) [m]
Taf. 4, Fig. 1–2; Taf. 5, Fig. 1

v* 1863 *Ammonites Tiziani*. – Oppel, S. 246.
v 1887 *Ammonites polygyratus*. – Quenstedt, S. 921, Taf. 100, Fig. 1–3.
1893 *Perisphinctes tiziani* var. *occidentalis*, Choffat, var. nov. – Choffat, S. 32, Taf. 5, Fig. 6.
? 1906 *Perisphinctes McLachlani*. – Burckhardt, S. 24, Taf. 4, Fig. 6.
1972 *Perisphinctes (Orthosphinctes)* cf. *polygyratus* (Reinecke). – Malinowska, S. 27, Taf. 10, Fig. 2.
non 1974 *Orthosphinctes polygyratus* (Reinecke). – Schairer, S. 51.
non 1991 *Orthosphinctes (Orthosphinctes) tiziani* (Oppel). – Schlampp, Taf. 5, Fig. 2.

Lectotypus: Orig. zu Wegele 1929, Taf. 1, Fig. 4, aus Slg. Oppel, aufbewahrt an der BSPM.
Typushorizont: *bauhini*-Horizont.
Material: 43 Exemplare (Scheibenhalde: 10, Wulfbachquellhöhle: 7, Plettenberg: 16, Hundsrücken: 10).

Obwohl Oppel von dieser Art nur eine Beschreibung, aber keine Abbildung gab, wurde sie bereits von Choffat (1893) mit Ammoniten aus dem portugiesischen Oberjura verglichen. Erst Wegele wählte einen Lectotypus aus Oppels Material aus und bildete diesen ab. Schairer (1974) bezog die Art zusammen mit zahlreichen weiteren in die Art *Orthosphinctes polygyratus* (Reinecke) mit ein, wodurch der stratigraphische Wert der Chronospecies *tiziani* natürlich vollkommen verlorengeht. Die nur oberflächliche Ähnlichkeit der Art *O. polygyratus* wird insbesondere dadurch deutlich, daß der damit korrespondierende Makroconch „*Lithacosphinctes*“ *evolutus* (Qu.) in der Hauffianum-Subzone noch nicht auftritt, d. h. die Makroconchen verändern sich ebenfalls im Verlauf der Planula-Zone. *Orthosphinctes tiziani* läßt sich von *O. polygyratus* dadurch verhältnismäßig einfach unterscheiden, daß bei ersterer Art die „polygyraten“ Rippen eigentlich aus einer biplikaten Spaltrippe und einer darauffolgenden Schaltrippe bestehen, wogegen bei *O. polygyratus* echte polygyrate Rippeneinheiten auftreten. Schwieriger ist die Unterscheidung von der älteren Chronospezies *Orthosphinctes tizianiformis* (Choffat). Innere Windungen beider Arten sind praktisch kaum unterscheidbar. Bei adulten Exemplaren zeigt *O. tiziani* gegenüber *O. tizianiformis* eine geringere Involution, so daß die Rippenspaltungen auch auf inneren Windungen deutlich sichtbar sind. Die in Südwestdeutschland relativ seltenen Orthosphincten aus dem *bimammatum*-Horizont unterscheiden sich durch ihren rundlichen Windungsquerschnitt.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 62879/1	57,5	28	16,5	15	19	41
SMNS 62873/2	70	34	20	17,5	21	47
SMNS 62707	80,5	42	22,5	19	25	?
GPIT (Qu. 100/1)	99	52	26	22,5	27	54

Gattung *Pseudorthosphinctes* Enay 1966

Typusart: *Pseudorthosphinctes alternans* Enay 1966.

Pseudorthosphinctes cf. *alternans* Enay [M]

ohne Abb.

? 1893 *Perisphinctes tiziani* var. *occidentalis*, Choffat, var. nov. – Choffat, S. 32, Taf. 5, Fig. 6.
v 1963 *Perisphinctes (Orthosphinctes) eschwegi* Choffat. – Koerner, S. 355, Taf. 31.
cf. 1966 *Orthosphinctes (Pseudorthosphinctes) alternans* n. sp. – Enay, S. 520, Abb. 159/1.
cf. 1966 *Orthosphinctes (Pseudorthosphinctes)* sp. – Enay, S. 524, Abb. 160/1–2, Abb. 171/1.
1972 *Decipia decipiens* (Sowerby).– Malinowska, S. 34, Taf. 11, Fig. 5.
non 1991 *Orthosphinctes (Pseudorthosphinctes) alternans* Enay. – Schlampp, S. 49, Taf. 4, Fig. 5.

Material: 4 Exemplare (Wulfbachquellhöhle: 2, Hundsrücken: 1, Sauserbrunnen: 1).

Die Form stellt wegen der identisch ausgebildeten Innenwindungen bei gleichzeitigem Vorkommen sicherlich den makroconchen Partner von *Orthosphinctes tiziani* dar. Selbst großwüchsige mikroconche Exemplare lassen sich mitunter kaum von juvenilen Makroconchen unterscheiden. Das bislang vollständigste Exemplar dieser Form aus dem Schwäbischen Jura wurde von Koerner (1963) vom Hundsrücken abgebildet. Bei diesem fehlt jedoch noch das Adultstadium, das aus weitständigen, wulstigen Einfachrippen besteht (Exemplar GPIS, Nr. S 799, leg. Koerner).

Morphologisch sehr ähnlich ist die aus dem Kantcote-Sandstein von Kachchh (Indien) stammende, von Spath (1931, Taf. 70, Fig. 1) abgebildete Art *Pachyplanulites* aff. *subcolubrinus* (Waagen). Die Übereinstimmung betrifft die Windungsinvolution, die Skulpturelemente und deren ontogenetische Entwicklung; selbst die vereinzelten kräftigen, schräg prorsiradiat über die Windung ziehenden Einschnürungen kommen sowohl bei dem abgebildeten indischen Stück wie auch bei den süddeutschen oder ostfranzösischen Exemplaren vor. Eine Übereinstimmung wird dadurch gestützt, daß in Indien auch Mikroconche vorliegen, die sehr enge morphologische Beziehungen zu *Orthosphinctes tiziani*, dem mikroconchen Partner von *Pseudorthosphinctes* cf. *alternans*, aufweisen. Eigentümlicherweise vermutete bereits Spath eine Altersstellung der indischen Fundstücke im Grenzbereich „Argovian/Kimmeridgian", wenngleich die überwiegende Mehrzahl der aus dem Kantcote-Sandstein beschriebenen Arten aus dem Mittel-Oxfordium (Plicatilis-Zone) stammen dürften. Auch einige von Collignon (1959) aus dem „Rauracien" von Madagaskar abgebildete mikroconche Perisphinctiden, die von diesem Autor mit aus Indien bekannten Arten der Gattung *Pachyplanulites* identifiziert wurden, weisen frappierende Ähnlichkeiten mit der *tiziani*-Gruppe auf, selbst was die Variationsbreite betrifft. Eine endgültige Klärung, ob es sich um identische oder lediglich um konvergente Arten handelt, kann nur durch Neubearbeitungen indischen und madegassischen Materials erfolgen.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
IGPS S 792	164	85	42	–	20	66
IGPS S 799	230	114	55	(38)	10	(10)

Familie Aulacostephanidae Spath 1924
Unterfamilie Pictoniinae Spath 1924

Gattung *Prorasenia* Schindewolf 1925

Typusart: *Prorasenia quenstedti* Schindewolf 1925.

Prorasenia cf. *hardyi* Spath [m]

Taf. 7, Fig. 10

1887 *Ammonites bifurcatus.* – Quenstedt, S. 933, Taf. 101, Fig. 13–14 [non Taf. 101, Fig. 9–10 = *Dichotomoceras bifurcatus*].
1887 *Ammonites biplex bifurcatus.* – Quenstedt, S. 932f., Taf. 101, Fig. 11–12.
* 1935 *Prorasenia hardyi* sp. nov. – Spath, S. 40, Taf. 15, Fig. 5.
v non 1961 *Rasenia (Prorasenia)* n. sp. – Geyer, S. 110, Taf. 1, Fig. 8 [= Holotypus von *P. bathyschista* Koerner].
v cf. 1963 *Prorasenia bathyschista* n. sp. – Koerner, S. 372, Taf. 24, Fig. 3.
1978 *Prorasenia* aff. *bathyschista* (Koer.). – Wierzbowski, Taf. 3, Fig. 8.

Material: 19 Exemplare (Scheibenhalde: 10, Wulfbachquellhöhle: 3, Plettenberg: 5, Hundsrücken: 1).

Prorasenia hardyi Spath wurde aus dem englischen angeblichen Unter-Kimmeridgium beschrieben, obwohl ein Ober-Oxfordium-Alter (Pseudocordata-Zone) wahrscheinlicher ist. Der Typus der Art *Prorasenia bathyschista* soll angeblich aus der Galar-Subzone stammen (vgl. Geyer 1961). Koerner (1963) bildet aber auch ein Exemplar aus dem Weißjura alpha ab, das von unserer Form praktisch nicht unterscheidbar ist. Die Gattung *Prorasenia* vereinigt mikroconche Ammoniten, deren makroconche Partner (*Ringsteadia, Pictonia, Vineta, Rasenia*) stärker systematisch aufgespalten worden sind und ist dadurch ein wichtiges Indiz für deren Verwandtschaftsbeziehungen untereinander. Das vorliegende Material reicht nicht aus, um zu entscheiden, ob die hier vereinigten Mikroconche möglicherweise zu zwei verschiedenen Makroconchen gehören, die im selben Faunenhorizont nebeneinander vorkommen.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 62875/1	24	10,5	7,5	9,2	12	24
SMNS 62703/1	28	11,5	9	10,8	14	27
SMNS 62876	39,5	16,2	13	13,2	14	28

Gattung *Pictonia* Bayle 1878

Typusart: *Pictonia baylei* Salfeld 1913.

Pictonia praeperisphinctoides n. sp. [M]

Taf. 5, Fig. 6; Taf. 7, Fig. 12

Holotypus: Orig. zu Taf. 7, Fig. 12, SMNS Inv.-Nr. 62881 (leg. H. Jantschke).

Locus typicus: Steinbruch der Firma Rohrbach Zement auf dem Plettenberg bei Balingen.

Stratum typicum: Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont.

Derivatio nominis: lat. *prae* = vor; Vorläuferart von *Pictonia perisphinctoides* (Wegele).

Material: 1 Exemplar (Holotypus).

Diagnose. – Art der Gattung *Pictonia* mit kräftigen, vorwiegend biplikaten und tief auf der Flanke spaltenden, leicht prorsiradiaten Rippeneinheiten.

Beschreibung. – Das bisher einzige bekannte Stück besteht aus einem grauweißlichen, mikritischen, unverdrückten Steinkern. Die knapp einen halben Umgang umfassende Wohnkammer ist sedimenterfüllt, während der Phragmokon mit Kalzit ausgefüllt ist und nicht vollständig präparierbar war. Die Mündung ist nicht erhalten, doch ist keine Spurlinie vorhanden, so daß das Stück weitgehend vollständig erhalten sein dürfte. Eine Lobendrängung ist nicht vorhanden. Der Windungsquerschnitt ist trapezförmig, der Nabelabfall gerundet. Die Skulptur besteht vornehmlich aus biplikaten Rippen, deren Spaltpunkt etwas über der Flankenmitte liegt. Zu diesen biplikaten, leicht prorsiradiaten Rippen gesellen sich im Verlauf der Ontogenie marginale Schaltrippen hinzu, die bereits auf der Flankenmitte einsetzen. Die Rippen queren die Externseite ohne Unterbrechung, doch ist auf der Wohnkammer eine siphonale rinnenartige Einsenkung vorhanden, die sich sowohl auf dem Phragmokon als auch der Mündung zu wieder verliert. Auf der Wohnkammer ist eine kräftige Einschnürung entwickelt. Die darauffolgende Rippe ist nicht wesentlich kragenartig verstärkt.

Beziehungen. – Bei *Pictonia perisphinctoides* (Wegele) treten mehrspaltige Rippeneinheiten bei vergleichbarer Größe häufiger auf als bei *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp., bei der biplikate Rippen überwiegen (vgl. Taf. 7, Fig. 13–14). *Pictonia densicostata* Salfeld in Buckman besitzt Rippeneinheiten, die auf der Flankenmitte abgeschwächt sind, ähnelt aber sonst in Involution und Rippendichte. Gegenüber anderen *Pictonia*-Arten sind die Rippen stärker prorsiradiat. Vertreter der Gattung *Vineta* sind durchweg wesentlich involuter. Gleichzeitig auftretende Orthosphincten sind schlanker, evoluter und besitzen biplikate oder polygyrate Rippen, die weit außen aufspalten.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
Holotypus	65	23,5	23	23,5	19	40

Gattung *Vineta* Dohm 1925

Typusart: *Vineta jaekeli* Dohm 1925.

Vineta streichensis (Oppel) [M]

Taf. 7, Fig. 5–9, 11

v* 1863 *Ammonites Streichensis* Opp. – Oppel, S. 236, Taf. 66, Fig. 3.
v non 1888 *Ammonites Streichensis.* – Quenstedt, S. 966, Taf. 107, Fig. 6 [= *Ringsteadia flexuoides*].
v non 1963 *Lithacoceras (Discosphinctes) streichenense* (Oppel). – Koerner, S. 368, Taf. 24 Fig. 4.
v 1974 *Lithacoceras (? Discosphinctes) streichense* (Oppel). – Nitzopoulos, S. 68, Taf. 7, Fig. 6.

Lectotypus: Orig. zu Oppel 1863, Taf. 66, Fig. 3, hiermit designiert (wurde fälschlicherweise von Nitzopoulos als Holotypus der Art bezeichnet). Oppel gab eine Typusserie von 4 Exemplaren an, von denen 2 Stücke, darunter der Lectotypus, in München noch vorhanden sind.

Typushorizont: *bauhini*-Horizont.

Material: 10 Exemplare (Scheibenhalde: 3, Wulfbachquellhöhle: 1, Plettenberg: 4, Hundsrücken: 1, Unterdigisheim: 1).

Die Innenwindungen dieser bisher noch nicht im Adultstadium bekannt gewordenen Art sind mit Innenwindungen von der englischen Kimmeridgium-Basis vergleichbar, aber in der Regel etwas involuter. Die süddeutsche Art zeigt nur auf den innersten Windungen markante Einschnürungen, wie sie auch bei der Gattung *Pictonia* vorkommen. Die Außenwindungen dieser im Vergleich mit *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp. wesentlich engnabeligeren Art werden sehr hochmündig und im Adultstadium vermutlich glattschalig. Die Vertreter der Gattung *Vineta* ähneln darin manchen Ringsteadien, wie *R. evoluta* Salfeld, aus denen sie auch hervorgegangen sind.

Bemerkung. – Die von Koerner (1963) vorgenommene Änderung des ursprünglichen Namens ist nach § 32b der IRZN inkorrekt. Lediglich eine Änderung der Endung aufgrund eines falschen Geschlechts wäre nach § 31b und 34b der IRZN notwendig und erlaubt. Die ursprüngliche Schreibweise „*streichensis*" ist daher anstelle von „*streichenensis*" beizubehalten.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb	Ir/2	Ar/2
SMNS 62705	27	7,5	11,7	10,5	–	–
SMNS 62874/2	37	11,5	15	12	20	43
SMNS 62874/1	38,5	12,5	15	15	18	39
SMNS 62874/4	38,8	13	15	14,8	19	39
SMNS 62792	65,5	19,5	32	23	21	48

Familie Haploceratidae Zittel 1884

Gattung *Haploceras* Zittel 1870

Typusart: *Ammonites elimatus* Oppel in Zittel 1868.

Haploceras? sp. [?M]

Taf. 5, Fig. 4

Material: 1 Exemplar (Wulfbachquellhöhle).

Von dieser Art liegt bis jetzt nur ein Phragmokon mit 35 mm Durchmesser vor. Die anschließende Wohnkammer scheint vor der Einbettung abgekniffen worden zu sein. Das Stück ist im Gegensatz zu *Physodoceras wulfbachense* n. sp. bis in die innersten Windungen vollkommen glatt und besitzt einen subquadratischen bis hochrechteckigen Windungsquerschnitt. Die Sutur zeichnet sich durch verhältnismäßig einfachen Bau, aber beinahe phylloceratoid zerschlitzte Sättel aus. Diese Merkmale deuten auf eine Zugehörigkeit zu den Gattungen *Lissoceratoides* oder *Haploceras*. Beide Gattungen sind mediterranen Ursprungs und gehen vermutlich auseinander hervor. Donovan et al. (1981) vertraten hingegen die Ansicht, *Haploceras* sei aus *Metahaploceras* hervorgegangen (siehe auch Ziegler 1974: 27). Obwohl aus der Hauffianum-Subzone bisher noch keine Vertreter von *Haploceras* beschrieben worden sind, spricht der Windungsquerschnitt des vorliegenden Stücks eher für eine Zuordnung zu *Haploceras* als zu *Lissoceratoides*. Letztere Gattung zeichnet sich durch einen schlankeren, hochovalen Windungsquerschnitt und eine stärkere Lobenzerschlitzung aus. Die Gattung *Lissoceratoides* ist in Südwestdeutschland als Seltenheit in der Transversarium-Zone (Parandieri-Subzone) des Wutachgebiets nachweisbar.

Maße:

	D	Nw	Wh	Wb
SMNS 62710	38	7,5	17,5	16,2

Familie Phylloceratidae Zittel 1884

Gattung *Sowerbyceras* Parona & Bonarelli 1895.

Typusart: *Ammonites tortisulcatus* d'Orbigny 1841.

Sowerbyceras tortisulcatum (d'Orbigny) [m/M]

Taf. 4, Fig. 3

* 1841 *Ammonites tortisulcatus*. – d'Orbigny, S. 162, Taf. 51, Fig. 4–6.
1849 *Ammonites tortisulcatus*. – Quenstedt, S. 506, Taf. 189, Fig. 1–3.
1887/88 *Ammonites tortisulcatus*. – Quenstedt, S. 898, Taf. 97, Fig. 1–5 (non Fig. 6).
v 1994 *Sowerbyceras protortisulcatum* (Pompeckj). – Schlegelmilch, S. 21, Taf. 1, Fig. 2.

Lectotypus: Orig. zu d'Orbigny 1849, Taf. 189, Fig. 1–3, aufbewahrt am Institut de Paléontologie du Muséum, Paris, R.505 bzw. 3534 F aus der Sammlung d'Orbigny. Designiert von Atrops *in*: Fischer 1994 (: 166).

Material: 3 Exemplare (Scheibenhalde: 2, Hundsrücken: 1).

Die Gattung *Sowerbyceras* besitzt im schwäbischen Oberjura ihre Hauptverbreitung im *bimammatum*-Horizont (Schweigert 1995a). Im *bauhini*-Horizont kommt sie noch einmal in größerer Verbreitung vor, fehlt dann aber in jüngeren Faunenhorizonten fast völlig. Erst aus dem Ober-Kimmeridgium (basale Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont) liegt ein einzelnes Exemplar der Art *Sowerbyceras loryi pseudosilenum* SARTI vor. Auch andere Phylloceratiden gehören im höheren Malm Südwestdeutschlands zu den größten Seltenheiten. Die Sowerbyceraten markieren einen hochmediterranen Einfluß, der sicherlich mit Meeresspiegelhochständen korreliert. Die verhältnismäßig geringe Zahl aus dem Schwäbischen Jura horizontiert vorliegender Sowerbyceraten läßt keine Statistik zu, mit der geprüft werden könnte, ob sich ein angenommener Sexualdimorphismus in einer unterschiedlichen Windungsbreite der Dimorphenpaare äußert (vgl. SARTI 1996).

Maße:

	D	Wh	Nw	Wb
SMNS 62712	38	7,5	17	14

2.2. Weitere Ammonitenarten aus dem *bauhini*-Horizont

Die oben angeführten Arten des *bauhini*-Horizonts beinhalten sämtliche Arten, die OPPEL (1863: 175) für seine „Hauffianum-Subzone“ für typisch hielt. Dies ist auch nicht verwunderlich, stellt doch das Profil am Hundsrücken bei Balingen gleichzeitig auch die Typuslokalität der Hauffianum-Subzone dar, und OPPEL hatte offensichtlich fast ausschließlich Material aus dem dortigen *bauhini*-Horizont vorliegen, während der *bimammatum*-Horizont seinerzeit offenbar nicht aufgeschlossen war. Er nahm deswegen fälschlicherweise an, die Schichten mit *Epipeltoceras bimammatum* befänden sich im Hangenden der Hauffianum-Subzone.

Die von SCHWEIGERT (1995b) aus dem *bauhini*-Horizont angeführte Art *Clambites schwabi* (OPPEL) muß aus der Fauna des *bauhini*-Horizonts gestrichen werden. Das zugrundeliegende Belegstück stammt aufgrund seiner Fazies eindeutig aus dem *bimammatum*-Horizont, der an der „Scheibenhalde“ bei Mühlheim/Donau ein kurzes Stück donauabwärts vom Aufschluß mit dem *bauhini*-Horizont ebenfalls fossilführend ansteht.

Möglicherweise lassen sich bei umfangreichen Aufsammlungen im *bauhini*-Horizont noch weitere Ammonitengruppen nachweisen, die im Gesamtfaunenspektrum nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen. So fehlen beispielsweise bisher Nachweise der Gattungen *Presimoceras*, *Geyssantia* oder *Benacoceras*, die man im mediterranen Oberjura in vergleichbarer stratigraphischer Position erwarten darf.

3. Zur Verbreitung des *bauhini*-Horizonts in Süddeutschland

3.1. Die Typuslokalität von *Amoeboceras bauhini*

Der Mangel an Aufschlüssen am Hangfuß der Schwäbischen Alb, wo ein oft mächtiger Schuttmantel die anstehenden Schichten verdeckt, erschwert die Erforschung des Grenzbereichs zwischen der Impressamergel-Formation und der Wohlgeschichteten Kalk-Formation meistens ganz erheblich. Verhältnismäßig günstige Verhältnisse trifft man nur im Gebiet zwischen Balingen und der Oberen Donau an, wo allerdings häufig Verschwammung auftritt und eine klare lithostratigraphische Orientierung erschwert.

Die Typuslokalität von *Amoeboceras bauhini* und damit eigentlich auch die des *bauhini*-Horizonts befindet sich am Osthang des „Hundsrücken“ bei Balingen. Durch Rutschungen ist der entsprechende Abschnitt derzeit leider verdeckt. Nach der Profilaufnahme von KOERNER (1963) und dem noch vorhandenen Belegmaterial befindet sich der *bauhini*-Horizont unmittelbar über einer markanten Fucoidenlage, bei der es sich ganz offensichtlich um die klassische „Fucoidenbank“ QUENSTEDTS (mit *Chondrites hechingensis*) handelt, mit der er an dieser Stelle die Grenze zwischen dem Weißjura alpha und beta zog. Die Fucoidenbank QUENSTEDTS selbst sollte man deswegen wohl noch dem Weißjura alpha zuschlagen. Lithostratigraphisch gesehen befindet sich der *bauhini*-Horizont somit exakt an der Basis der Wohlgeschichteten Kalk-Formation an deren Typuslokalität.

3.2. Das Profil vom Plettenberg

Das wohl zur Zeit am besten aufgeschlossene Grenzprofil zwischen den Bimammatum-Bänken und den Wohlgeschichteten Kalken befindet sich im Steinbruch der Firma ROHRBACH-ZEMENT auf dem Plettenberg bei Schömberg (Blatt 7717 Geislingen am Riedbach; Abb. 3). Bedingt durch mehrere Schwammriff-Komplexe und dazwischen verbreiteter geschichteter Fazies mit ausgeprägter „Girlandenschichtung“ sind alle abgebauten Bereiche von der höheren Impressamergel-Formation mit den Bimammatum-Bänken und nahezu die gesamten Wohlgeschichteten Kalke gut zugänglich. Besonders günstig waren die Verhältnisse auf der westlichen Seite des Steinbruchs, wo ein repräsentatives Profil im Grenzbereich Bimammatum/Planula-Zone aufgenommen werden konnte (Abb. 4–5). In einer unpublizierten Tübinger Diplomarbeit (HASKELL 1986) wurde der Bereich des *bauhini*-Horizonts als „gray band“ bezeichnet, das sich morphologisch sehr auffällig im gesamten Aufschluß verfolgen läßt.

Besonders die tiefere, leicht verschwammte, tuberolithische Kalkbank des dortigen *bauhini*-Horizonts (Bank „BI“ auf Abb. 4) ist außerordentlich fossilreich und führt neben Ammoniten auch Nautiliden, Muscheln, Gastropoden, Belemniten, Brachiopoden, Einzelkorallen und Fischzähne in teilweise hoher Anzahl und Diversität. Im Gegensatz zu vielen anderen Profilen ist am Plettenberg in der höheren Kalkbank des *bauhini*-Horizonts (Bank „BII“ auf Abb. 4) nur eine sehr geringe Glaukonitführung festzustellen. Stattdessen folgt hier noch ein biodetritisches, 0,7m mächtiges Mergelpaket, über dem dann typische hellgelbe Bankkalke der Wohlgeschichteten Kalk-Formation einsetzen. Bereits aus der untersten Kalkbank dieser Folge (Bank „T“ auf Abb. 4) liegt die Indexart des nächstjüngeren Faunenhorizonts, *Praeataxioceras tonnerrense* (LORIOL) vor, so daß diese Bank schon der basalen Planula-Zone angehört. Die ebenfalls ammonitenführende gelbliche Kalkbank (Bank „Ti“ auf Abb. 4) unter dem *bauhini*-Horizont repräsentiert hingegen noch den *tizianiformis*-Horizont (mit *Orthosphinctes tizianiformis*, *Taramelliceras* cf. *hauffianum*). Die geringmächtige Mergellage über dieser Kalkbank dürfte nach einigen schlecht erhaltenen Tramelliceratenresten zu urteilen, bereits dem *bauhini*-Horizont zuzurechnen sein. Der *bauhini*-Horizont besitzt somit im Steinbruch auf dem Plettenberg eine Mächtigkeit von etwa 1,4 m. Die lithologische Untergrenze der Wohlgeschichteten Kalk-Formation wurde bei HASKELL (1986) erst innerhalb der untersten Bänke des *tonnerrense*-Horizonts gezogen. Bezogen auf das Typusprofil der Wohlgeschichteten Kalke am Hundsrücken (s.o.) müßten die Bänke mit dem *bauhini*-Horizont aber bereits dieser Formation zugerechnet werden.

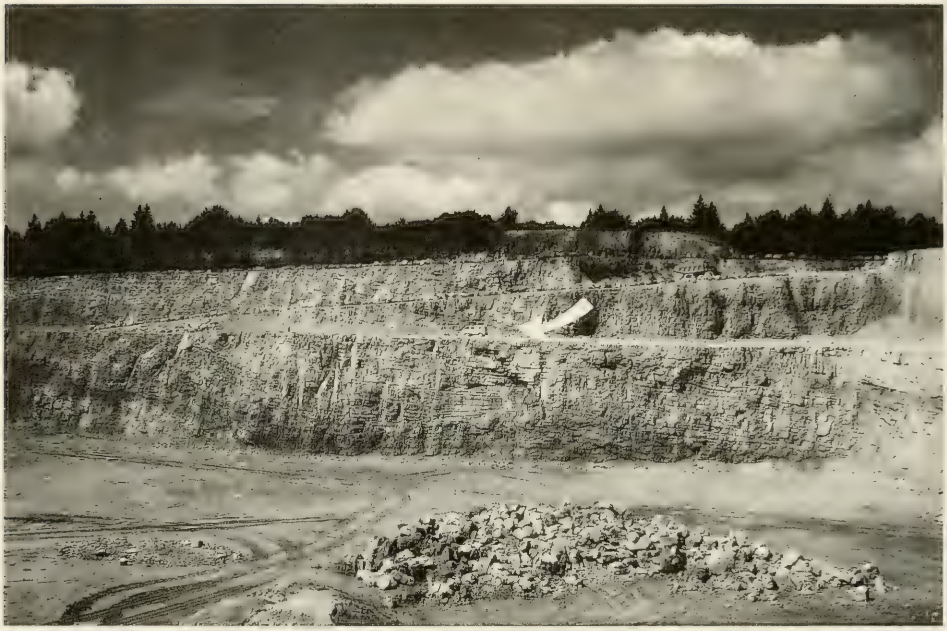


Abb. 3. Ansicht des Profils von Abb. 4 auf der Westseite des Steinbruchs der Firma Rohrbach Zement auf dem Plettenberg bei Schömberg (Pfeil). Abbauzustand Juli 1996.

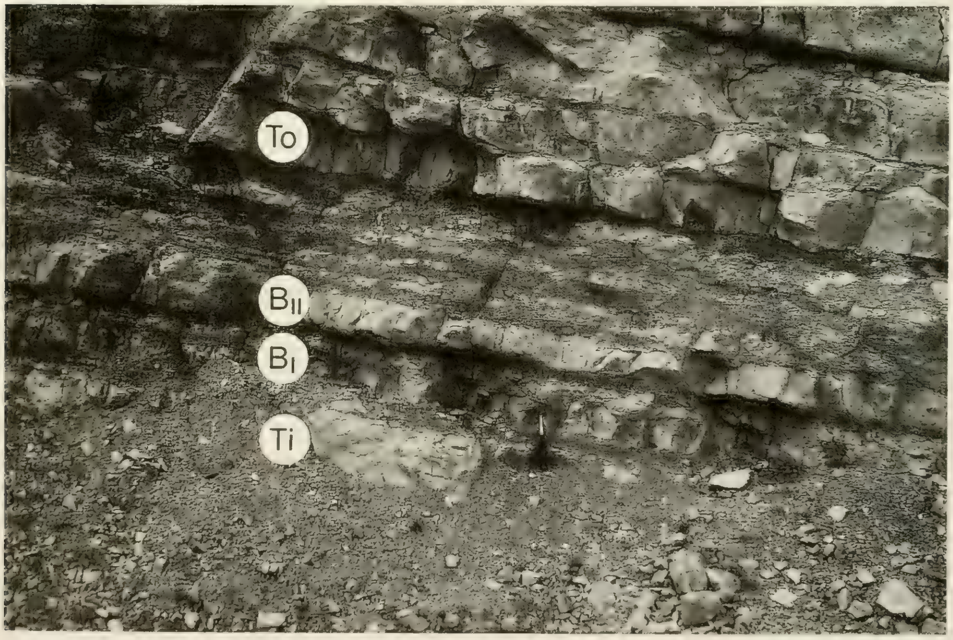


Abb. 4. Ausschnitt des Grenzbereichs Bimammatum-Zone/Planula-Zone im Profil des Plettenberg-Steinbruchs. – Ti = oberste Kalkbank des *tizianiformis*-Horizonts; BI, BII = Kalkbänke des *bauhini*-Horizonts; To = unterste Kalkbank des *tonnerrense*-Horizonts. Maßstab: 2 cm ≙ 1 m.

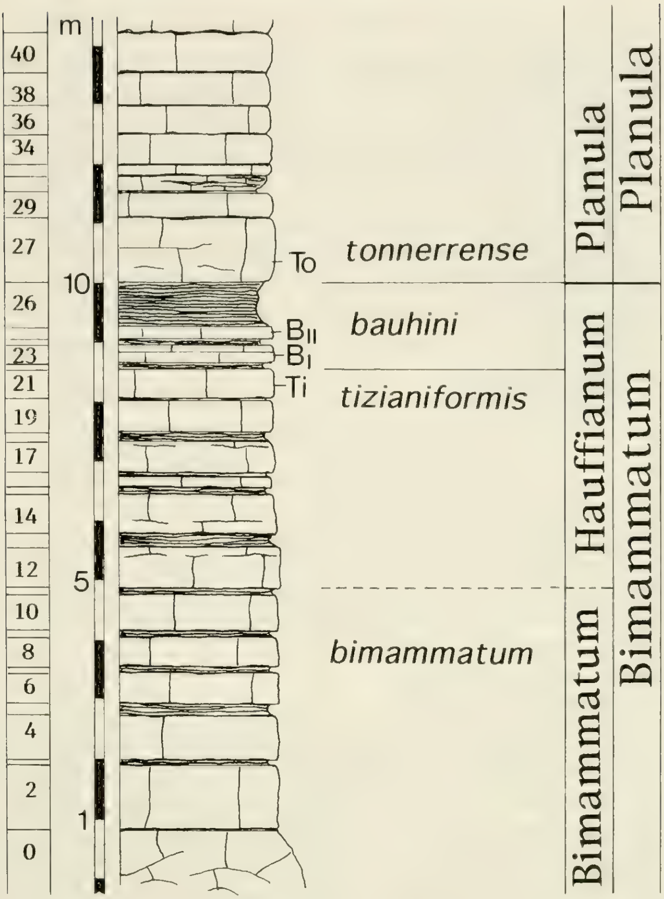

m
40
38
36
34
29
27
26
23
21
19
17
14
12
10
8
6
4
2
0
10
5
1
To
BII
BI
Ti
tonnerrense
bauhini
tizianiformis
bimammatum
Planula
Planula
Hauffianum
Bimammatum
Bimammatum

Abb. 5. Grenzprofil zwischen den Bimammatum-Bänken der Impressamergel-Formation (Weißjura α) und den Wohlgeschichteten Kalken (Weißjura β) im Steinbruch der Firma Rohrbach Zement auf dem Plettenberg bei Schömberg. Aufnahme G. Schweigert 1996.

Dieselbe Grenzziehung wie bei Haskell wurde auch von Brenner (1988: 23) verwendet. Aufgrund des Einsetzens der Dinoflagellaten-Art *Dingodinium tuberosum* ab einschließlich dem *bauhini*-Horizont ordnete Brenner diese Schichten der *Gonyaulacysta jurassica–Scriniodinium crystallinum*-Zone zu, die in England die Baylei-Zone des Unter-Kimmeridgiums charakterisiert. Die Biostratigraphie mit Dinoflagellaten-Zysten führt demnach zu genau demselben Ergebnis, wie mit Hilfe der Ammoniten-Faunenhorizont-Stratigraphie. Im September 1996 wurde von E. Settles (München) eine Beprobung des Profilausschnitts der jüngeren Bimammatum-Zone und ältesten Planula-Zone für paläomagnetische Analysen vorgenommen. Die Proben führen allerdings sehr viel Goethit, der bei diesen Untersuchungen störend in Erscheinung tritt. An sonstigen Untersuchungen des Plettenberg-Profils liegt eine Arbeit über fossile Mikrobohrspuren vor (Glaub 1994), die sich wiederum auf die Arbeit von Haskell (1986) stützt, und mit deren Hilfe eine Abschätzung der Ablagerungstiefe versucht werden sollte.

3.3. Weitere Profile im Lochengebiet

Nur wenige Kilometer vom klassischen Profil am Hundsrücken entfernt befindet sich ein berühmtes, fossilreiches Profil oberhalb der Straße von Laufen nach Tieringen. Dieses Profil ist unter dem Namen „Sauserbrunnen" bekannt (Quenstedt 1887/88; Koerner 1963). In diesem Profil ist neben dem *bimammatum*-Horizont (Schicht „A" bei Koerner) vor allem der hier neu benannte „*tizianiformis*-Horizont" (="*laufenensis*-Horizont" in Schweigert 1995a, 1995b) außerordentlich fossilreich belegt. Dabei handelt es sich hier um ein auffällig stark Glaukonit-führendes Niveau, das der Hauffianum-Subzone zugerechnet werden muß. Der *tizianiformis*-Horizont soll später an anderer Stelle ausführlich beschrieben werden. Vorläufig geben wir hier nur eine Liste der bislang daraus nachgewiesenen Arten an:

Streblites kobyi (Choffat) [M]
Metahaploceras muehlheimense n. sp. [M]
„*Lingulaticeras*" cf. *modestiforme* (Oppel) [m]
Taramelliceras cf. *hauffianum* (Oppel) [M]
Lingulaticeras hebelianum (Würtenberger) [m]
Trimarginites trimarginatus (Oppel) [M]
Trimarginites aff. *stenorhynchus* (Oppel) [m]
Ochetoceras marantianum (d'Orbigny) [M]
Orthosphinctes ex gr. *tizianiformis* (Choffat) [m]
Pseudorthosphinctes n. sp. in Enay 1966, Taf. 160, Fig. 1–2 [M]
Amoeboceras cf. *praebauhini* (Salfeld) [m]
Ringsteadia evoluta Salfeld [M]
Phylloceras striatulum Neumayr [?]

Die vormalige provisorische Bezeichnung „*laufenensis*-Horizont" (Schweigert 1995a, 1995b) mußte aufgegeben werden, da die für diesen Bereich kennzeichnende *Orthosphinctes*-Art nicht, wie zunächst angenommen wurde, mit dem Holotypus von *Perisphinctes laufenensis* Siemiradzki übereinstimmt. *Perisphinctes laufenensis* Siemiradzki, die Typusart der Gattung *Praeataxioceras* Atrops 1982, stellt offensichtlich ein jüngeres Synonym von *Ammonites virgulatus* Quenstedt dar und tritt ausschließlich im *bimammatum*-Horizont der Bimammatum-Zone auf (vgl. S. 35).

Der *bauhini*-Horizont ist in Gestalt eines recht fossilreichen, ebenfalls glaukonitführenden Kalkbänkchens und einer darüberfolgenden Mergellage mit eingelagerten Kalklinsen zwar vorhanden, wurde aber bisher kaum besammelt, so daß er zunächst an dieser Stelle zu fehlen schien (vgl. Schweigert 1995b). Fossilien aus dieser Lage fehlt der glaukonitische Beschlag, wie er in der darunterliegenden Kalkbank des *tizianiformis*-Horizonts typisch ist. Das Grenzprofil vom Sauserbrunnen (Abb. 6 links) ähnelt durchaus demjenigen des Plettenbergs (Abb. 5). Nachweisbar ist an dieser Lokalität neben der recht häufigen Nominatart wiederum *Taramelliceras hauffianum*, *Lingulaticeras crassum* und *Metahaploceras muehlheimense*. Die darüberfolgenden hellgelblichen Kalke führen *Praeataxioceras tonnerrense* (Loriol) und gehören somit wie am Plettenberg bereits der basalen Planula-Zone an. Auch an der Ostflanke des „Grat" bei Laufen, also in unmittelbarer Nachbarschaft zum Sauserbrunnen-Profil, ist der *bauhini*-Horizont nachweisbar. Von dort stammen viele typische Stücke von *Taramelliceras hauffianum*, freilich fast immer nur unhorizontiert aus dem Hangschutt. Immerhin liegt von dort schon aus der Sammlung von O. Fraas ein Handstück vor, auf dem sich neben *T. hauffianum* auch ein Exemplar von *A. bauhini* und ein Haizahn befindet. W. Riegraf (Münster, freundl. Mitt.) lokalisierte den *bauhini*-Horizont weiterhin in einem benachbarten Profil im Gewann

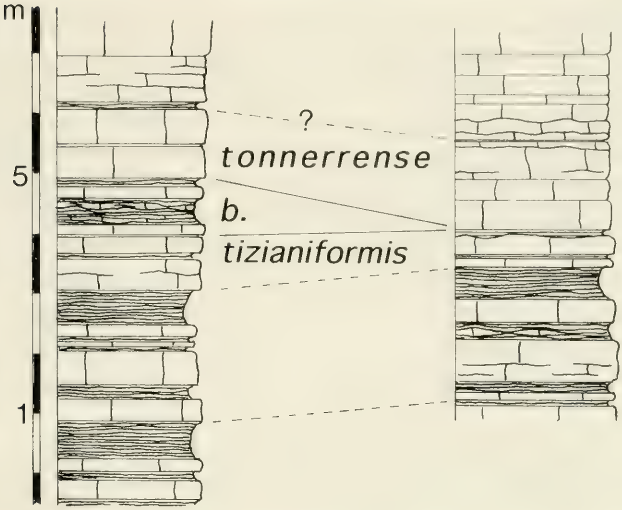


Abb. 6. Grenzprofile zwischen den Bimammatum-Bänken der Impressamergel-Formation und den Wohlgeschichteten Kalken. – Links: „Sauserbrunnen“ bei Laufen/Eyach, Aufnahme H. Jantschke, A. Lehmkuhl, M. Wisshak. – Rechts: „Hohler Fels“ bei Onstmettingen, Aufnahme G. Schweigert 1996.

„Rübenhau“ zwischen dem Lochenhörnle und dem Lochenstein (Sauerborn 1995). Das dortige Profil reicht von der höheren Bifurcatus-Zone bis in die Planula-Zone, wobei letztere allerdings wegen der Unzugänglichkeit der steilen Felsen nur im herabgestürzten Gesteinsschutt nachweisbar ist.

Im ehemaligen Lochensteinbruch (heute Tennisplatz neben der Jugendherberge) reicht die aufgeschlossene Schichtenfolge von der mittleren Bimammatum-Zone bis in die tiefste Planula-Zone. Der *bauhini*-Horizont ist nach altem Sammlungsmaterial nachweisbar. Die meisten Aufsammlungen von dieser Lokalität konzentrierten sich allerdings auf eine biodetritische Kalkbank mit dem besonders fossilreichen *bimammatum*-Horizont (s. u.).

3.4. Profile in der Region um Mühlheim/Donau

Gut ausgebildet und außerordentlich fossilreich ist der *bauhini*-Horizont auch im Bereich der Oberen Donau in der näheren Umgebung von Mühlheim. Zahlreiches gut horizontiertes Material, das zusammen mit Material vom Hundsrücken, vom Plettenberg und aus der „Wulfbachquellhöhle“ bei Mühlheim/Donau Grundlage der Beschreibung des Fossilinhalts dieses Faunenhorizonts ist, stammt von der Lokalität „Scheibenhalde“ nördlich von Mühlheim. Dort war früher ein Steinbruch angelegt. Bubeck (1933) bildete diesen Aufschluß versehentlich unter der Bezeichnung „Schelmenhalde“ ab, einer Lokalität bei Fridingen/Donau. Auch Dieterich (1940) erwähnt den Aufschluß an der Scheibenhalde, der ihm für die Deutung der Stratigraphie und der Ermittlung der Mächtigkeit der Wohlgeschichteten Kalk-Formation Probleme bereitete. Die Scheibenhalde lieferte noch vor der Untersuchung des Profils auf dem Plettenberg den Schlüssel für die stratigraphischen Probleme im Oxfordium/Kimmeridgium-Grenzbereich (Schweigert 1995b). Der *bauhini*-Horizont

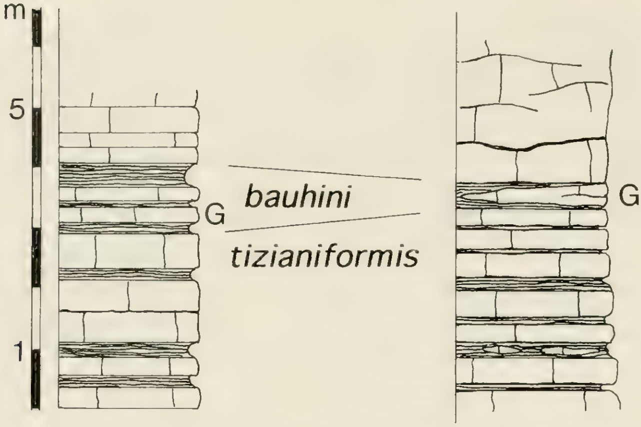


Abb. 7. Grenzprofile zwischen den Bimammatum-Bänken der Impressamergel-Formation und den Wohlgeschichteten Kalken bei Mühlheim/Donau. – Links: Wulfbachquellhöhle. – Rechts: „Scheibenhalde". G = Vorkommen von körnigem Glaukonit.

ist an der Scheibenhalde durch ein biodetritisches Mergelpaket vertreten, das lateral in eine aufspaltende Kalkbank übergeht. Der untere Abschnitt der stark tuberolithischen Kalkbank zeichnet sich durch rostige Lösungsporen um Fossildetritus aus, während der obere Abschnitt reichlich Glaukonit führt. Der Glaukonit bildet Imprägnationen von Komponenten und Fossilresten, aber auch diskrete dunkelgrün gefärbte Körner.

Am Fuße der besonders für ihr Ober-Kimmeridgium-Profil bekannten „Kolbinger Steige" von Mühlheim/Donau nach Kolbingen entspringt eine kräftige Karstquelle, die Wulfbachquelle. Hinter dem Quellaustritt schließt sich eine aktive Wasserhöhle, die „Wulfbachquellhöhle" an, die inzwischen durch eine Kirchheimer Höhlenforschergruppe auf etwa 6 km Länge erforscht und teilweise vermessen wurde (Jantschke & Straub 1996). Etwa 30 m hinter dem Eingang erweitert sich die Höhle zur sogenannten „Ammonitenhalle". Die in dieser Halle aus zwei übereinanderfolgenden Kalkbänken herauswitternden Ammoniten wurden von A. Lehmkuhl (SMNS) und weiteren Mitgliedern der Höhlenforschergruppe Kirchheim geborgen und erwiesen sich als dem *bauhini*-Horizont zugehörig. Das Profil in der Höhle (Abb. 7 links) läßt sich mühelos lithologisch mit dem nahegelegenen Profil der „Scheibenhalde" (Abb. 7 rechts) und noch besser mit demjenigen des Plettenbergs parallelisieren (Abb. 5). Die Fauna ist in der Wulfbachquellhöhle in zwei aufeinanderfolgenden Bänken enthalten. Die untere Bank ist etwas heller als die obere und weist zahlreiche rostig ausgekleidete Poren auf. Das Gestein der höheren Bank zeichnet sich dagegen wie an der „Scheibenhalde" durch viele dunkelgrüne Glaukonitkörner und häufige glaukonitische Beläge auf den Fossilien aus. Trotz der schwierigen Bergung und dem begrenzten Material war das Gestein derart fossilreich, daß neben den von der benachbarten „Scheibenhalde" ebenfalls vorliegenden Arten sogar mit *Physodoceras wulfbachense* n. sp. und einem *Haploceras*-Fund von den anderen Fundstellen bisher noch nicht vorliegende Arten nachgewiesen werden konnten. Auch im weiteren Verlauf der Wulfbachquellhöhle läßt sich der *bauhini*-Faunenhorizont an verschiedenen Stellen („Mühlheimer Halle", „Jetzt-geht's-erst-richtig-los-Halle") durch Funde von *Orthosphinctes tiziani, Taramelliceras hauffianum, Lingulaticeras crassum* und *Amoeboceras bauhini* nachweisen.

4 km nordwestlich ist bei der Lippachmühle der *bauhini*-Horizont an der Basis der Wohlgeschichteten Kalke in ähnlicher Fazies entwickelt wie in der Wulfbachquellhöhle oder an der „Scheibenhalde". Der Grad der Verschwammung, der dort im Bereich des *bauhini*-horizonts einsetzt, ist jedoch stärker. Mehrere Kalkbänke unter dem eigentlichen *bauhini*-Horizont weisen ebenfalls glaukonitische Beläge, allerdings kaum diskrete Glaukonitkörner auf. Schwammreste sind im *bauhini*-Horizont dieses Profils besonders zahlreich. Ihre Oberflächen und Querschnitte nehmen bei der Verwitterung, wie in der Knollenschicht des Aargauer Juras, eine auffällige, intensiv weinrote Färbung an.

Das auffällige glaukonitische Niveau des *bauhini*-Horizonts ist auch im basalen Teil der alten Steinbrüche entlang der Donautalstraße westlich von Nendingen deutlich erkennbar. Die in den übrigen Profilen typische Mergelführung an der Untergrenze der Wohlgeschichteten Kalke tritt hier stark zurück. Das Profil dieses Aufschlusses wurde von Hafner (1969), allerdings ohne genauere bio- oder lithostratigraphische Interpretation, publiziert. Aufgrund der relativ geringen Fossilführung ist es kaum möglich, von dort umfangreicheres Material zu gewinnen. In einem herabgestürzten Block der glaukonitischen Bank konnte immerhin durch einen Abdruck der Nominatart der *bauhini*-Horizont eindeutig belegt werden. Gygi (1969) korrelierte das glaukonitische Niveau an dieser Lokalität mit der sogenannten „Knollenschicht" im Aargauer Jura. Diese scheint nach den daraus angeführten Fossilfunden (Gygi 1969, 1988) in der Schweiz in der Regel nur den etwas älteren *tizianiformis*-Horizont zu beinhalten.

3.5. Weitere Profile der Schwäbischen Alb

Ein überaus gut aufgeschlossenes und fossilführendes Grenzprofil zwischen der Impressamergel-Formation und den Wohlgeschichteten Kalken befindet sich an einer Waldwegeböschung in der Nähe des „Hohlen Felsen" bei Albstadt-Onstmettingen (Abb. 6 rechts). Eine markante Mergelbank, die von typischen hellgrauen, stengeligen Fucoiden (*Chondrites hechingensis*) durchsetzt ist, markiert hier die lithologische Grenze zwischen der Impressamergel-Formation und den Wohlgeschichteten Kalken. Die Kalkbank darunter zeichnet sich durch zahlreiche pyritisierte Grabgänge und nesterartige Ammonitenanreicherungen an ihrem Top aus, die den *tizianiformis*-Faunenhorizont repräsentiert (*Orthosphinctes tizianiformis, Taramelliceras* cf. *hauffianum*). Die Bänke über der Fucoidenlage führen Schalenbruchstücke von Subnebroditen und *Metahaploceras* ex gr. *litocerum* (Oppel). Anhand der fragmentarischen Stücke läßt es sich nicht sicher entscheiden, ob diese Bänke den *tonnerrense*-Horizont enthalten. Im lithologischen Vergleich mit den Profilen des Lochengebiets (Plettenberg, Sauserbrunnen) ist es aber sehr wahrscheinlich, daß der *tonnerrense*-Horizont in diesen basalen Bänken der Wohlgeschichteten Kalke vorliegt. Über die Altersstellung der stark bioturbaten Fucoidenlage sind keine sicheren Anhaltspunkte zu gewinnen. Die wenigen fragmentarischen Ammonitenreste (*Orthosphinctes* sp., *Metahaploceras* sp., *Taramelliceras* cf. *hauffianum*) scheinen aber noch dem *tizianiformis*-Horizont anzugehören.

Weiter östlich ist der *bauhini*-Horizont in dem von Koerner (1961: 379) erwähnten Steinbruch an der Steige von Gönningen nach Genkingen wieder eindeutig nachzuweisen (frdl. Mitt. H. Jantschke, Kusterdingen). Die Ammoniten sind dort allerdings wegen des relativ hohen Tongehalts der unverschwammten Kalkbänke stark verdrückt. Es dominieren *Orthosphinctes tiziani* und *Trimarginites* sp. Als Besonderheit fand sich eine Innenwindung von *Physodoceras wulfbachense* n. sp. Hinweise auf den *bauhini*-Horizont liegen nach charakteristischen Einzelfunden auch von der „Wanne" bei Pfullingen sowie an der „Stuhlsteige" von Pfullingen nach Genkingen vor.

Im Gebiet der mittleren und östlichen Schwäbischen Alb sind die basalen Schichten der Wohlgeschichteten Kalk-Formation und die Bimammatum-Bänke der Impressamergel-Formation meistens von Hangschutt bedeckt oder aus anderen Gründen schlecht zugänglich und erlauben deswegen kaum biostratigraphische Untersuchungen. Beim Bau der Bundesautobahn Würzburg – Ulm war der fragliche Schichtabschnitt bei Aalen–Westhausen gut aufgeschlossen. Auswertbare Ammonitenfunde konnten daraus jedoch nicht geborgen werden (frdl. Mitt. H.-D. Bolter, Ellwangen).

3.6. Profile der Fränkischen Alb

Im Fränkischen Jura ist der *bauhini*-Horizont mancherorts ebenfalls nachweisbar. Gut faunistisch untersucht sind Profile am östlichen Riesrand bei Spielberg am Hahnenkamm (Nitzopoulos 1974). Der *bauhini*-Horizont ist dort nur im Profil „Kaserne" enthalten und umfaßt nach dem vorliegenden Belegmaterial die Bänke 156–174, was einer Mächtigkeit von etwa 2,5 m entspricht. Das von Wegele (1929, Taf. 28, Fig. 7) abgebildete Exemplar eines *Amoeboceras bauhini* belegt ebenso wie der Nachweis eines typischen *Taramelliceras hauffianum* gleichfalls den *bauhini*-Horizont im Fränkischen Jura. In manchen Profilen scheint der *bauhini*-Horizont auch zu fehlen. Dies gilt zum Beispiel für das von Zeiss (1966) publizierte Profil von Ebermannstadt, in dem „*Amoeboceras bauhini*" als größte Seltenheit zusammen mit *Taramelliceras costatum* angeführt wird. Schmidt-Kaler (1962) gibt die Verbreitung der Ammoniten in der fränkischen Bankfolge an. Es wird allerdings nicht angegeben, welche Belege von welchem Profil stammen, so daß möglicherweise verschieden vollständige Profile miteinander korreliert worden sind. Die prinzipielle Ammonitenabfolge ist im Vergleich mit schwäbischen Profilen zwar erkennbar, aber vermutlich durch Funde aus falsch korrelierten Bänken mit biostratigraphischen „Ausreißern" angereichert. Das mutmaßliche Fehlen des *bauhini*-Horizonts ist stets daran erkennbar, daß Schichten mit typischen Exemplaren von *Taramelliceras* „*costatum*" (Quenstedt) unmittelbar von Schichten mit Subnebroditen der *planula*-Gruppe überlagert werden.

Im nordfränkischen Malm erinnert die Lithologie der Schichtenfolge derjenigen des Schwäbischen Juras in besonderem Maße. An der Basis der dortigen Werkkalk-Formation konnte bei Kirchleus (Bl. 5834 Kulmbach) eine sehr eigentümliche Ammonitenfauna geborgen werden (Slg. Dr. F. & H. Martin, Kronach), in der neben Perisphinctiden der *tiziani*-Gruppe und subborealen Ringsteadien (*R. evoluta* Salfeld) Aspidoceraten der *mamillanum*- und der *uhlandi*-Gruppe (*Pseudhimalayites corona* [Quenstedt]) vorkommen. Dieser Faunenhorizont dürfte dem *tizianiformis*-Horizont der Hauffianum-Subzone des Schwäbischen Juras entsprechen. Die Ringsteadien erlauben eine Korrelation mit norddeutschen Profilen, in denen dieselbe Art bei Hildesheim in den Humeralis-Schichten des Oberen Korallenooliths auftritt.

4. Faunenhorizonte mit Amoeboceraten im Liegenden des *bauhini*-Horizonts

Ein *bauhini*-ähnlicher Morphotyp kann gelegentlich bereits innerhalb der Variationsbreite der älteren Chronospezies *A. praebauhini* auftreten (vgl. Matyja & Wierzbowski 1988). In Süddeutschland tritt dieser Morphotyp im *bimammatum*-Horizont der Bimammatum-Zone auf. Dieser Faunenhorizont wurde nach einer informalen Bezeichnung von Engel (1911) für eine Fauna an der Lokalität „Bahnwärterhaus" (heute „Felsenhalde") bei Mühlheim/Donau von Schweigert (1995a) eingeführt. Aufsammlungen liegen außer von dieser Typuslokalität von zahlreichen weiteren Fundpunkten der westlichen Schwäbischen Alb vor. Hier sind zu nennen die Profile am „Sauserbrunnen" und am „Rübenhau" im Lochengebiet (Kap. 3.3.), der ehemalige Lochensteinbruch, das Profil des Plettenberg-Steinbruchs (Kap. 3.2.) sowie kleinere Aufschlüsse im Lippachtal bei Mühlheim/Donau und im Bäratal zwischen Bärenthal und Fridingen/Donau. Folgende Taxa kennzeichnen den *bimammatum*-Horizont:

Epipeltoceras bimammatum (Quenstedt) [m]
Clambites schwabi (Oppel) [M]
Taramelliceras „costatum" (Quenstedt) [M]
Lingulaticeras n. sp. (= *Ammonites falcula* in Quenstedt 1887, Taf. 92, Fig. 52, non Fig. 51) [m]
„Taramelliceras" tricristatum (Oppel) [M]
Coryceras microdomum (Oppel) [m]
Ochetoceras semifalcatum (Oppel) [M]
Glochiceras tectum Ziegler [m]
Trimarginites trimarginatus (Oppel) [M]
Trimarginites aff. *stenorhynchus* (Oppel) [m]
Subnebrodites suevicus (Siemiradzki) [M]
Praeataxioceras virgulatus (Quenstedt) [m]
Orthosphinctes colubrinus (Reinecke)
Pseudorthosphinctes gredingensis (Wegele) [M]
Ringsteadia flexuoides (Quenstedt) [M]
Prorasenia bathyschista Koerner [m]
Amoeboceras praebauhini (Salfeld) [m]
Sowerbyceras tortisulcatum (d'Orbigny) [?]

Sehr selten, aber ebenfalls horizontiert aus dem *bimammatum*-Horizont nachgewiesen sind die folgenden Arten:

Presimoceras nodulatum (Quenstedt) [M]
„Nebrodites" macerrimus (Quenstedt) [m]
„Perisphinctes" pseudoplicatilis Siemiradzki [m]
Geyssantia geyssanti Meléndez [m]
Amoebopeltoceras albertii Schweigert [m]
„Epaspidoceras" dornacense (Favre) [M]
Aspidoceras cf. *atavum* (Oppel) [M]
Amoeboceras cf. *rosenkrantzi* Spath [M]
Calliphylloceras sp. [?]

Eine weitere Besonderheit ist ein einziges juveniles Exemplar eines *Gregoryceras* sp. aus dem *bimammatum*-Horizont im Lippachtal bei Mühlheim/Donau (SMNS 62690, leg. K. Ebel), das vermutlich den bislang jüngsten bekannten Fund der Gattung darstellt.

Der *tizianiformis*-Horizont der Hauffianum-Subzone im Hangenden des *bimammatum*-Horizonts ist bisher nur im Profil Sauserbrunnen durch umfangreiche

Aufsammlungen dokumentiert (S. #). Er läßt sich aber auch im Profil des Plettenbergs, am „Rübenhau" im Lochengebiet, an der „Scheibenhalde" bei Mühlheim/Donau und im Profil des „Hohlen Fels" bei Onstmettingen nachweisen. Im *tizianiformis*-Horizont dominieren submediterrane Ammonitenarten bei weitem. Daneben sind einzelne mediterrane und subboreale, möglicherweise auch pazifische Faunenelemente (*Pseudhimalayites corona* [Quenstedt], vgl. Schweigert 1997) vorhanden. Amoeboceraten gehören dagegen zu den größten Seltenheiten. Die wenigen bisher vorliegenden Stücke gehören einer feinrippigen Varietät an, wie sie sowohl innerhalb der Variationsbreite der Art *A. praebauhini* als auch bei *A. bauhini* oder jüngeren Chronospezies auftritt.

Im Liegenden des *bimammatu*m-Horizonts läßt sich ein Faunenhorizont mit *Epipeltoceras berrense* (Favre) erkennen. Seine Faunenzusammensetzung ist aber bis jetzt noch kaum bekannt, da dieses Niveau meistens nicht sehr fossilreich ist. Der *berrense*-Horizont konnte im Schwäbischen Jura bislang nur in den Profilen des „Rübenhau" im Lochengebiet sowie auf dem Plettenberg horizontiert nachgewiesen werden. Vermutlich stammt die sehr seltene Art *Amoeboceras* (oder *Cardioceras*?) *transversum* (Quenstedt) aus diesem Horizont. Definitionsgemäß wird der *berrense*-Horizont der Hypselum-Subzone zugerechnet (Cariou et al. 1971), wodurch dann allerdings die Bimammatum-Subzone nur noch einen einzigen Faunenhorizont enthält, den oben beschriebenen *bimammatum*-Horizont.

Ein Faunenhorizont mit sehr reicher Amoeboceratenfauna befindet sich an der Basis der Hypselus-Subzone der Bimammatum-Zone. Er entspricht dem von Cariou et al. (1971) für den ostfranzösischen Jura eingeführten „*semimammatum*-Horizont" und soll aufgrund des Auftretens der Indexart auch im süddeutschen Jura so bezeichnet werden. Im Schwäbischen Jura ist der *semimammatum*-Horizont durch horizontierte Aufsammlungen ausschließlich aus dem Gebiet der Westalb belegt (Lochengründle, „Rübenhau", Oberdigisheim, Nusplingen, Möhringen/Donau). An der klassischen Fundstelle am „Lochengründle" ist neben Schwammkalken der höheren Bifurcatus-Zone auch der *semimammatum*-Horizont vertreten, und auch der Holotypus der Nominatart stammt von dort. Die Ammonitenfauna dieses Horizonts führt folgende Arten:

Epipeltoceras semimammatum (Quenstedt) [m]
Clambites hypselus (Oppel) [M]
Amoeboceras alternans (Buch) [m]
Amoeboceras cf. *regulare* Spath [M]
Ringsteadia salfeldi Dorn [M]
Microbiplices [=*Prorasenia*] *microbiplex* (Quenstedt) [m]
„Perisphinctes" siemiradzkii Oppenheimer [m]
„Perisphinctes" brunensis Oppenheimer [M]
Orthosphinctes ex gr. *colubrinus* (Reinecke) [m]
Pseudorthosphinctes fontannesi (Choffat) [M]
Ochetoceras basseae Fradin [M]
Glochiceras tectum Ziegler [m]
Taramelliceras ex gr. *„costatum"* (Quenstedt) [M]
Lingulaticeras canale (Quenstedt) [m]
Streblites externnodosus (Dorn) [M]
Coryceras microdomus (Oppel) [m]
Sowerbyceras tortisulcatum (d'Orbigny) [?]

Sowohl die Amoeboceraten als auch die Ringsteadien zeigen einen deutlichen subborealen Einfluß an. Dies wird noch unterstrichen durch gelegentliche Funde der boreal-zirkumpazifischen Muschelart *Buchia concentrica* (Sowerby), die in großer Zahl in einer bestimmten Bank des *semimammatum*-Horizonts in Polen auftritt (Matyja & Wierzbowski 1988). Die bislang ausführlichste Darstellung der Ammonitenfauna des *semimammatum*-Horizonts wurde von Oppenheimer (1907) von der Schwedenschanze bei Brünn mitgeteilt. Der *semimammatum*-Horizont läßt sich weithin auch im mediterranen Oberjura, wie in Ostspanien, durch die Indexart und begleitende mediterrane und submediterane Arten nachweisen (z.B. Melendez et al. 1995; Pérez-Urresti 1996). Subboreale Faunenelemente sind dort bisher noch nicht bekannt geworden.

5. Faunenhorizonte im Hangenden des *bauhini*-Horizonts

Der *tonnerrense*-Horizont der basalen Planula-Zone ist bislang kaum durch umfangreicheres horizontiertes Material belegt, sondern nur durch wenige Einzelstücke, darunter vorwiegend der Indexart. Dies rührt vor allem daher, daß die entsprechenden Schichten schlechter zugänglich und auch weniger fossilreich sind als die Bänke im Liegenden davon. Die umfassendste Aufsammlung, die eine Übersicht über diesen Horizont gibt, stammt vom Profil „Kaserne" bei Spielberg am östlichen Riesrand (Nitzopoulos 1974). Nach der Banknumerierung des Profils „Kaserne" enthalten die Bänke Nr. 175–182 (ca. 2 m Profil) den *tonnerrense*-Horizont. Folgende Arten wurden dort nachgewiesen:

Praeataxioceras tonnerrense (Loriol) [m]
Lithacosphinctes spielbergensis Nitzopoulos [M]
Orthosphinctes cf. *wemodingensis* (Wegele) [m]
Metahaploceras litocerum (Oppel) [M]
„Lingulaticeras" cf. *modestiforme* (Oppel) [m]
Physodoceras sp.

Vom Profil des Plettenbergs liegt auch ein Makroconch der *Subnebrodites planula*-Gruppe (= [M] zu *Praeataxioceras tonnerrense*) vor. Amoeboceraten sind extrem selten. Vom Hundsrücken stammt ein einzelnes Exemplar der Art *Amoeboceras quadratolinetatum* (Salfeld).

Sicherlich könnte diese Liste in der Zukunft durch gezieltes Aufsammeln noch beträchtlich ergänzt werden. Im Schwäbischen Jura ist der *tonnerrense*-Horizont außer im Profil des Plettenbergs unter anderem im Profil am Hundsrücken, am „Sauserbrunnen" und im Lippachtal bei Mühlheim/Donau fossilführend nachweisbar.

Weitere Faunenhorizonte in der Planula-Zone lassen sich vor allem aufgrund der Untersuchungen von Dieterich (1940) und Nitzopoulos (1974) unterscheiden. Auf den *tonnerrense*-Horizont folgt der *planula*-Horizont, welcher im Schwäbischen Jura in der gebankten Fazies stets in der Formation der Wohlgeschichteten Kalke enthalten ist. Die Fossilführung ist außerhalb der verschwammten Fazies auf wenige Bänke innerhalb der sonst ziemlich sterilen Kalkbankfolge beschränkt. Häufigste Art und gleichzeitig Indexart dieses Horizonts ist *Subnebrodites planula* (Hehl in Zieten). Darüber ist ein auffälliger Horizont mit kleinwüchsigen Idoceraten (*Subnebrodites schroederi*, *Praeataxioceras minutum*) entwickelt. Obwohl die mikroconche Art *Praeataxioceras minutum* (Dieterich) bekannter ist, wurde *Subnebrodites schroederi* (Wegele) zur Indexart des Horizonts gewählt, um eine Homonymie mit dem *minutum*-Horizont der Setatum-Subzone des Ober-Kimmeridgiums zu vermeiden. Im keltiberischen Jura Spaniens wurde der „*minutum*(= *schroederi*)-Horizont“ an die Basis der Planula-Zone eingeordnet (Meléndez 1989). Vermutlich liegt dabei eine Verwechslung vor. Bei neueren Untersuchungen konnte ein solcher Horizont im Liegenden des *proteron (= tonnerrense)*-Horizonts nicht mehr wiedergefunden werden (Pérez-Urresti 1996).

Die Galar-Subzone beginnt mit dem *wenzeli*-Horizont, in dem Subnebroditen noch gelegentlich vorkommen. Charakteristisch ist das massenhafte Auftreten von *Metahaploceras wenzeli* (Oppel). Gelegentlich finden sich in diesem Horizont sehr eigentümliche Amoeboceraten, die sich durch einen Verlust von Skulptur und Kiel auf der Wohnkammer auszeichnen. Sie sind von Fischer (1913) unter dem Namen *Cardioceras haizmanni* beschrieben worden.

Die Galar-Subzone endet in Südwestdeutschland mit dem *falcula*-Horizont. Er führt neben *Sutneria galar* (Oppel) und der Indexart des Faunenhorizonts, *Metahaploceras falcula* (Quenstedt), zahlreiche Orthosphincten, Physodoceraten und auch Amoeboceraten. Innerhalb der hier auftretenden Chronospezies kommen *bauhini*-ähnliche Morphotypen vor, die sich aber durch ihre streng prorsiradiaten Primärrippen einfach von *A. bauhini* unterscheiden lassen. Der in Schweigert (1995a, 1995b) noch der Galar-Subzone zugeordnete *subtilicaelatum*-Horizont, der sich bis in den Jura der Ardèche verfolgen läßt, gehört nach neuen Untersuchungen der außerordentlich hochdiversen Fauna bereits zur Platynota-Zone.

6. Die Oxfordium/Kimmeridgium-Grenze in Großbritannien

6.1. Die klassischen Grenzprofile

Traditionell befindet sich die Oxfordium/Kimmeridgium-Grenze auf englischem Boden.

Indem man d'Orbignys Definition (1850: 610, „...dériver ce nom de la ville de Kimmeridge ... où a été décrit le premier type“ folgte, wurde die Stufe des Kimmeridgiums lange Zeit lithostratigraphisch mit dem Kimmeridge Clay von Weymouth identifiziert, wobei die Basis der Stufe mit der Untergrenze der Formation zusammenfällt (Arkell 1933: 440). Nach Waagen (1865, aufgegriffen von Salfeld 1914: 204) ließ man das Kimmeridgium etwas präziser mit dem Inconstans Bed (heute als *Rhactorhynchia/Torquatirhynchia inconstans* Bed bezeichnet) beginnen, das nach einem unverkennbaren asymmetrischen rhynchonelliden Brachiopoden benannt ist, der in England auf dieses Niveau beschränkt ist und an zahlreichen Lokalitäten zwischen Weymouth und dem Humber auftritt.

Der erste Versuch einer schon etwas an eine moderne Standardzonierung erinnernden chronostratigraphischen Definition und Gliederung wurde von Salfeld (1914) unternommen. Er unterteilte den Oberjura in eine kontinuierliche Abfolge von 19 auf Ammoniten bezogene Zonen, beschränkte jedoch diese Zonierung ausdrücklich auf Nordwesteuropa, da nur dort die Ammonitenbiostratigraphie genügend bekannt war. In der Diskussion der Beziehungen zwischen seiner eigenen Zonierung und d'Orbignys Étage Kimméridgien pflichtete er älteren Ansichten, insbesondere von Haug (1907) und Douvillé (1881) bei, daß die Stufe mit den Schichten mit *Ammonites cymodoce* d'Orb. und *Ammonites cymodoce* auctt. non d'Orbigny (= *Pictonia* Bayle 1878) beginnen sollte: „Damit haben wir die untere Grenze des Kiméridgien direkt unter die Zone mit *Pictonia baylei* ... zu legen.“. Die untersten drei Standardzonen des subborealen Kimmeridgiums, Baylei-, Cymodoce- und Mutabilis-Zone in aufsteigender Reihenfolge, wurden von Salfeld eingeführt und sind seitdem unverändert geblieben. Sie stellen deswegen nach wie vor den eigentlichen Standard des Kimmeridgiums dar. Die unterlagernde Pseudocordata-Zone, die höchste Zone des subborealen Oxfordiums, unterscheidet sich von der entsprechenden Salfeldschen Zone lediglich im Namen.

Wenn man die Stufe des Kimmeridgiums durch ihre Untergrenze im Stratotypus-Profil zu definieren sucht, so entspricht diese Untergrenze gleichzeitig der Basis der untersten Standardzone, also der Baylei-Zone. Bei der Entscheidung, wo diese Grenze konkret hinzulegen ist, muß die Möglichkeit einer engen stratigraphischen und gleichzeitig möglichst weiten geographischen Korrelierbarkeit vorrangig beachtet werden. Dies wird mit Hilfe der Ammoniten-Biostratigraphie erreicht.

Die Ammoniten-Biostratigraphie im Oxfordium/Kimmeridgium-Grenzbereich des subborealen nordwesteuropäischen Raums ist in den letzten Jahren mehr und mehr aufgeklärt worden. Die meisten relevanten Erkenntnisse betreffen die Perisphinctiden der Familie Aulacostephanidae (Pictoniinae), welche in den Faunen vorherrschen. Ihre Abfolge ist wie folgt:

Kimmeridgium:	Horizont mit	*Rasenia inconstans* Spath
		Pictonia normandiana Tornquist
		Pictonia densicostata (Salfeld ms) Buckman
Oxfordian:	Horizont mit	*Ringsteadia evoluta* Salfeld
		Ringsteadia pseudocordata (Blake & Hudlestone)
		Ringsteadia pseudoyo Salfeld

In Dorset bestehen die *R. evoluta* führenden Schichten aus dünnbankigen, kondensierten, eisenschüssigen, oolithischen Mergeln unterschiedlicher Mächtigkeit mit phosphatischen Geröllen und allochthonen Korallen im Ringstead Coral Bed. Die Ammoniten darin vermitteln morphologisch zwischen typischen Ringsteadien (*R. pseudocordata, R. frequens*) und typischen Pictonien (*P. densicostata*), wobei die äußeren Windungen morphologisch an erstere, die Innenwindungen hingegen an letztere anschließen. Die evolutionäre Entwicklungslinie enthält deswegen keine scharfe Trennlinie, die einen „natürlichen" Anhaltspunkt ergeben würde, an der die Grenze zwischen der Pseudocordata- und der Baylei-Zone und damit zwischen den Stufen Oxfordium und Kimmeridgium zu ziehen wäre.

Der nächsthöhere Horizont, derjenige mit *P. densicostata*, fällt in Dorset mit dem Inconstans Bed zusammen. Litho- und biostratigraphische Kriterien ergänzen sich so mit der historischen Tradition und machen den *P. densicostata*-Horizont damit zum untersten Faunenhorizont der Baylei-Zone bzw. des Kimmeridgiums. Seine Fauna wird in Südengland von adulten Makroconchen dominiert, die örtlich (Swindon) sehr häufig sein können. Der Holotypus der Indexart wurde von Buckman (1924, Taf. 533) abgebildet. Weitere Exemplare wurden von Arkell (1933, Taf. 29, Fig. 6; 1947, Taf. 4, Fig. 1 als „*Pictonia baylei*") sowie von Spath (1935, Taf. 8, Fig. 4a–b) publiziert. Bei letzterem handelt es sich um eine sehr charakteristische Innenwindung. Mikroconche sind selten und es ist nicht sicher, ob solche bereits abgebildet worden sind. Sie unterscheiden sich kaum von jenen der späten Pseudocordata-Zone im Liegenden oder von jenen der frühen Cymodoce-Zone im Hangenden und können zu der ziemlich langlebigen Formgattung *Prorasenia* gestellt werden. In South Ferriby (s. u.) treten darüber hinaus juvenile Exemplare in ungewöhnlich großer Zahl auf, die meistens zu klein sind, um sie sicher als Mikro- oder Makroconch ansprechen zu können (vgl. Taf. 7, Fig. 1–4). Die einzige andere Form neben *Pictonia* sind sehr seltene Exemplare der Gattung *Amoeboceras*, die jedoch normalerweise zu klein sind, um sie sicher bestimmen zu können. Der *densicostata*-Horizont konnte an zahlreichen englischen Lokalitäten zwischen der Dorsetküste und dem Humber sicher identifiziert werden. In Schottland ist er in Staffin Bay auf der Isle of Skye gut ausgebildet (Wright 1973; Sykes & Callomon 1979: 899, Schicht 37, unterste 1–2 m; Morton & Hudson 1996: 270). Er fehlt jedoch in der Normandie (Zusammenfassung der dortigen Abfolge bei Hantzpergue 1989: 54, Fig. XII), was an einer Schichtlücke über dem dortigen *evoluta*-Horizont („A") zu liegen scheint (vgl. Samson et al. 1996: 15).

Der *P. baylei*-Horizont ist aus der Normandie am besten bekannt (Hantzpergue 1989: Fig. XII, horizon „B"). Die Indexart wurde von Hantzpergue (1989, Taf. 20–24) in ausreichender Zahl abgebildet. Sie unterscheidet sich von *P. densicostata* besonders darin, daß sie wesentlich früher glatt wird sowie gröberrippige Innenwindungen und eine insgesamt weniger regelmäßige Berippung aufweist. Letzteres Merkmal wurde besonders in den Zeichnungen in Tornquist (1896) betont, die sonst eher unzuverlässig sind. In Dorset konnte dieser Horizont bis jetzt noch nicht nachgewiesen werden, was allerdings an einer Fundlücke liegen könnte. Er ist hingegen in South Ferriby (s. u.) wieder deutlich ausgebildet, und dort ist seine Position über dem *densicostata*-Horizont gesichert.

Der *P. normandiana*-Horizont ist ebenfalls in der Normandie am besten belegt (Hantzpergue 1989, Fig. XII, horizon „C", Taf. 25, Fig. a [= lectotype] – d). Er wurde dort unter dem Namen *P. thurmanni* (Contejean, 1859) beschrieben, weil diese Art von Hantzpergue als ein älteres Synonym von *P. normandiana* Tornquist 1896 angesehen wurde (vgl. S. 45). Da jedoch die Art *P. thurmanni* lediglich auf ein einziges, unvollständig erhaltenes Exemplar aus der Franche-Comté begründet ist, dessen genauer Fundort und -horizont unbekannt ist, erscheint es geraten, Tornquists gut eingeführten Namen für die Ammoniten-Vergesellschaftung aus der Normandie zu erhalten.

Es bleibt nun lediglich der letzte Schritt zu tun und ein konkretes Profil auszuwählen, in dem der Grenz-Stratotypus für die Basis des Kimmeridgiums zu definieren wäre. Für das Typusgebiet wurde traditionell die Gegend um Ringstead gehalten, und bereits Arkell (1933, Taf. 21) publizierte ein Aufschlußfoto von dort. Diese Küstenaufschlüsse sind jedoch sehr anfällig gegen eine rasche Erosion und deswegen stark veränderlich und nicht dauerhaft. Eine neue Gefahr für diese Aufschlüsse liegt in geplanten Küstenschutzmaßnahmen. Dauerhaftere Aufschlüsse sind jedoch weiter westlich um Osmington Mills (nahe Weymouth) und Black Head verfügbar (Arkell 1947; Coe 1995). Die dortigen Schichten wurden sehr detailliert von Brookfield (1978) beschrieben. Dabei wurde festgestellt, daß die vorhandenen Unterschiede im Grad der Kondensation dieser Abfolgen nicht ausschlaggebend genug sind, um einer der Lokalitäten den speziellen Vorzug gegenüber einer anderen zu geben. Da der basale Faunenhorizont mit *P. densicostata* sicher identifiziert werden kann, wird die Wahl eines konkreten Grenz-Stratotypus ohnehin zu einem Akt zweitrangiger Bedeutung, dem wenig praktische Bedeutung zukommt. Eine endgültige Auswahl wird derzeit heftig diskutiert. Ausgedehntere Aufschlußprofile, die als Parastratotypen herangezogen werden können, sind darüber hinaus verfügbar. Eines davon, das von South Ferriby, liefert nun auch Daten zu einer endgültigen Lösung der schwer faßbaren Korrelationsproblematik zwischen dem eigentlichen Standard des subborealen Kimmeridgiums und dem nun ebenfalls gut verstandenen zweiten Standard der submediterranen Abfolge („Crussolium").

6.2. Das Profil von South Ferriby

Der derzeit wohl beste Aufschluß (Abb. 8) in Großbritannien, der die Verhältnisse im Grenzbereich Oxfordium/Kimmeridgium zeigt, befindet sich in der Tongrube einer Zementfabrik in South Ferriby/Lincolnshire. Er wurde von Cox (*in*: Smart & Wood 1972: 592) erstmalig erwähnt, und einige benachbarte Bohrprofile wurden von Cox & Richardson (1982) beschrieben. Eine Zusammenfassung der Abfolge von South Ferriby wurde von Birkelund & Callomon (1985: 17 – *Ringsteadia pseudocordata* und *R. pseudoyo* in den Schichten 1–8 wurden versehentlich in der falschen Reihenfolge angegeben) vorgelegt und von Ahmed (1987) wiedergegeben, der die Ostrakoden bearbeitete. Die benthische Biofazies, besonders die Muschelfauna, wurde von Wignall (1990) beschrieben, der das Profil noch einmal wiedergab. Das regionale Umfeld wurde kürzlich von Gaunt & Fletcher (*in*: Gaunt et al. 1992) beschrieben. Dort findet sich auch eine Fotografie des Profils (S. 80, Taf. 2). Eine zeichnerische Darstellung als Verwitterungsprofil wird hier nun vorgestellt (Abb. 9). Die derzeitige Abbausohle der Tongrube befindet sich in Höhe von Schicht 4, einer Lage mit Kalkkonkretionen („cementstones"), doch waren anfangs der 80er Jahre weitere 9 Meter der Schichten im Liegenden aufgeschlossen.

Die Pseudocordata-Zone wird von Tonsteinen gebildet, die teilweise pyritisch und teilweise karbonatisch sind und durchgehend reichlich Ammoniten führen. Die Schalen sind jedoch fast ausnahmslos flachgedrückt und als opalisierender Aragonit

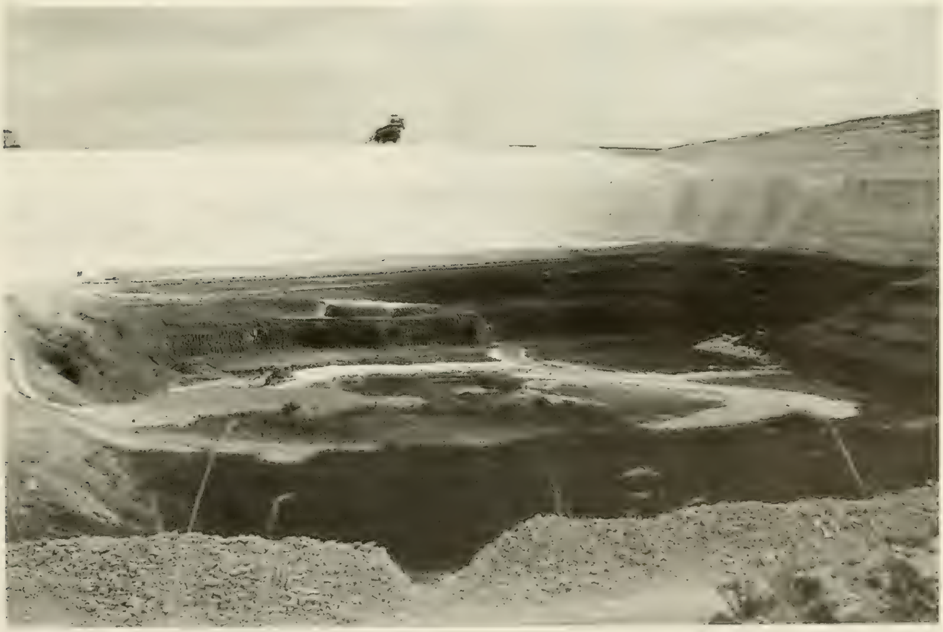


Abb. 8. Tongrube von South Ferriby in Lincolnshire. Die Tone des Kimmeridge Clays werden diskordant von der Unterkreide (Carstone und Red Chalk, hellgraues Band; darüber Chalk) abgeschnitten (Foto J. H. Callomon).

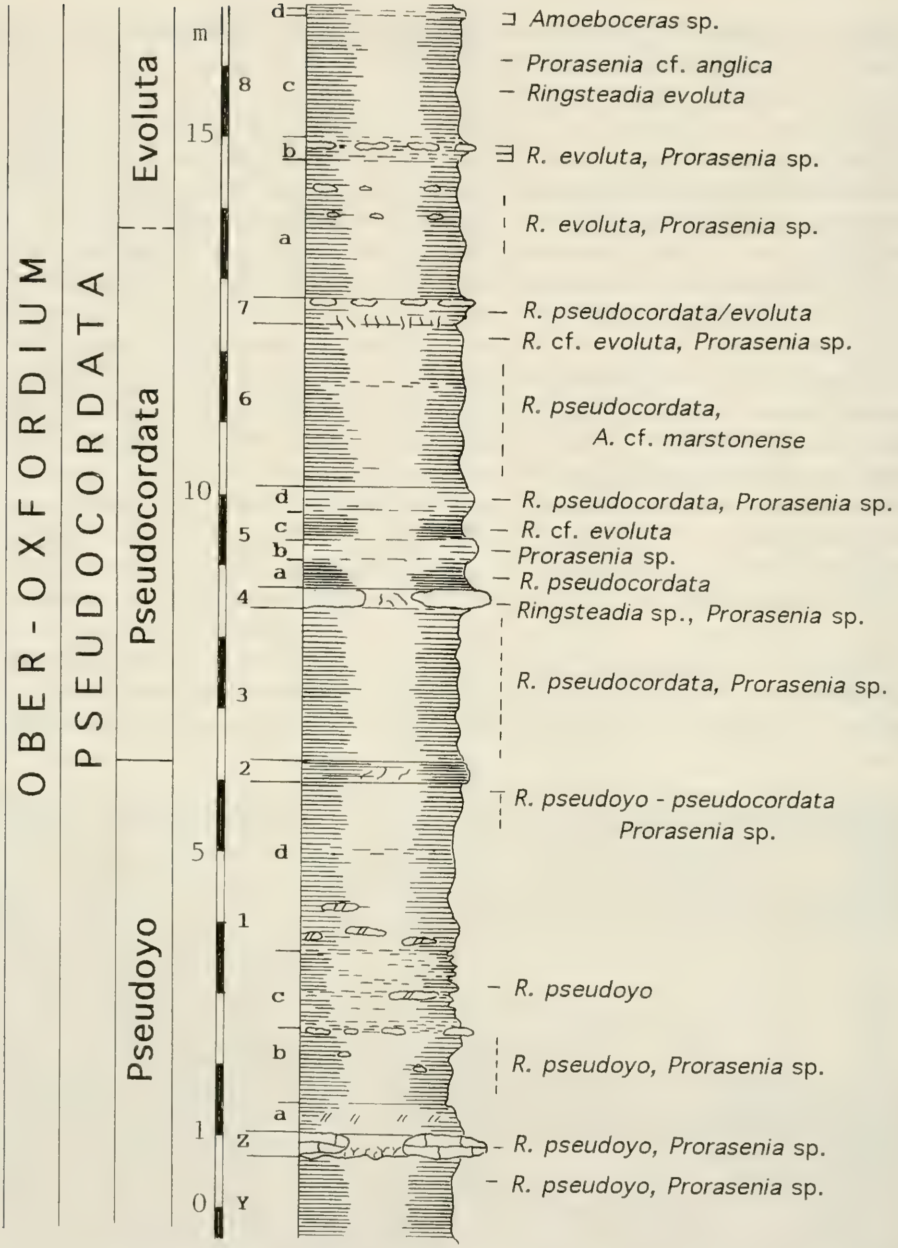

OBER-OXFORDIUM
PSEUDOCORDATA
Evoluta
Pseudocordata
Pseudoyo
m
15
10
5
1
0
8
7
6
5
4
3
2
1
Z
Y
a
b
c
d
Amoeboceras sp.
Prorasenia cf. anglica
Ringsteadia evoluta
R. evoluta, Prorasenia sp.
R. evoluta, Prorasenia sp.
R. pseudocordata/evoluta
R. cf. evoluta, Prorasenia sp.
R. pseudocordata,
A. cf. marstonense
R. pseudocordata, Prorasenia sp.
R. cf. evoluta
Prorasenia sp.
R. pseudocordata
Ringsteadia sp., Prorasenia sp.
R. pseudocordata, Prorasenia sp.
R. pseudoyo - pseudocordata
Prorasenia sp.
R. pseudoyo
R. pseudoyo, Prorasenia sp.
R. pseudoyo, Prorasenia sp.
R. pseudoyo, Prorasenia sp.

Abb. 9. Profil der in der Tongrube der Zementfabrik von South Ferriby aufgeschlossenen Juraschichten; Fortsetzung nach oben siehe S. 43. Aufnahme J. H. Callomon 1982 mit Ergänzungen 1997.

erhalten. Die Formgruppe der Ringsteadien ist äußerst variabel, besonders was die Nabelweite angeht, und die vertikalen Reichweiten der Morphospezies *R. pseudoyo*, *R. pseudocordata* und *R. evoluta* überschneiden sich. Weder können deswegen scharfe Grenzen gezogen werden, noch kann man die Abfolge als eine natürliche Abfolge deutlich unterscheidbarer Faunenhorizonte auffassen. Der durchschnitt-

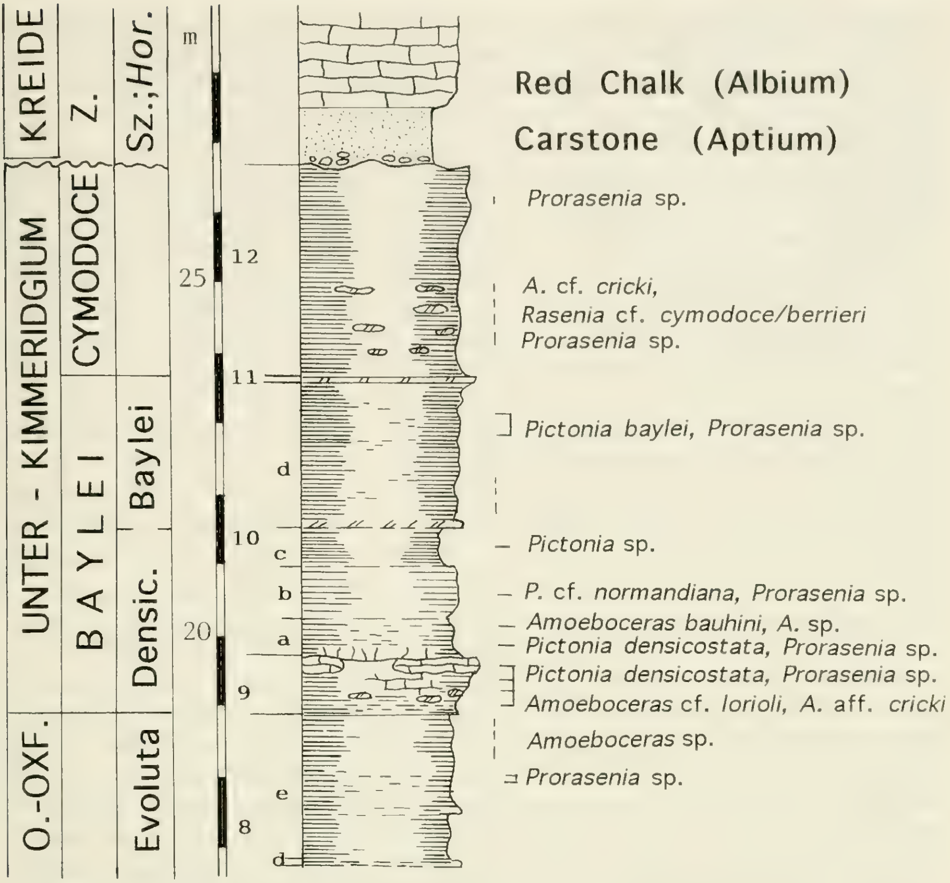

KREIDE
UNTER - KIMMERIDGIUM
O.-OXF.
Z.
CYMODOCE
BAYLEI
Sz.;Hor.
Baylei
Densic.
Evoluta
m
25
20
12
11
10
9
8
d
c
b
a
e
d
Red Chalk (Albium)
Carstone (Aptium)
Prorasenia sp.
A. cf. *cricki*,
Rasenia cf. *cymodoce/berrieri*
Prorasenia sp.
Pictonia baylei, Prorasenia sp.
Pictonia sp.
P. cf. *normandiana, Prorasenia* sp.
Amoeboceras bauhini, A. sp.
Pictonia densicostata, Prorasenia sp.
Pictonia densicostata, Prorasenia sp.
Amoeboceras cf. *lorioli, A.* aff. *cricki*
Amoeboceras sp.
Prorasenia sp.

Abb. 9. (Fortsetzung nach oben)

liche Wechsel im morphologischen Habitus genügt jedoch, um die Pseudocordata-Zone in drei Subzonen untergliedern zu können (Abb. 9).

Die Basis der Baylei-Zone bei Schicht 9 ist ziemlich scharf, aber relativ unauffällig und wird durch einen plötzlichen Anstieg im Karbonatgehalt und in der Fossildichte markiert, besonders was Ammoniten und Serpuliden angeht. Die Ammoniten entsprechen nun alle der *Pictonia densicostata*, die in der gesamten Schicht 9 vorkommt. Einige davon sind in kalkige Konkretionen („cementstones“) eingeschlossen und unverdrückt. Sie sind dann von solchen aus Swindon und Dorset nicht zu unterscheiden. *Torquirhynchia inconstans* wurde von Wignall (1990) nachgewiesen. Die Obergrenze von Schicht 9 ist ebenfalls recht scharf, und Schicht 10 weist einen Wechsel zu mehr schiefrig spaltenden, kalkigen Tonsteinen auf, die deutlich fossilärmer sind. Geringere Wechsel von Fazies und Fossildichte ermöglichen eine weitere Untergliederung dieser Schicht. Die Basis von Schicht 10(d) ist durch eine phosphatreiche Mergellage besonders gekennzeichnet. Schicht 10(a) ist reich an juvenilen Pictoniiden, die als kalzitüberzogene Pyritsteinkerne vorliegen, jedoch meist zu klein sind, um als Mikro- oder Makroconch angesprochen werden zu können. Gelegentlich vorkommende adulte Makroconche gehören noch immer zu *Pictonia densi-*

costata. Das auffälligste Merkmal dieser Schicht ist jedoch die Häufigkeit von Amoeboceraten, besonders in einer Lage am Top. Dies ist der Fundhorizont von *A. bauhini* (Taf. 1, Fig. 1–12). Neben typischen Vertretern dieser Art kommen auch schmälere, dicht- und feinrippige Formen mit ovalem Windungsquerschnitt vor. Ein Beispiel dafür wurde von Birkelund & Callomon (1985, Taf. 9, Fig. 13c pars) abgebildet. Sie besitzen eine gewisse Ähnlichkeit mit *A. cricki* (Salfeld, 1915), aber der Fundhorizont dieser Art ist jünger (Cymodoce-Zone). Die Schichten 10(b) und 10(c) sind deutlich fossilärmer. Sie führen *Pictonia*, aber die Formen konnten bisher nicht artlich bestimmt werden. Schicht 10(d) enthält dann die echte *Pictonia baylei*, die an ihrer unregelmäßigen Berippung und den kräftigen, kragenartigen Einschnürungen leicht zu erkennnen ist. Schicht 11 besteht aus einer dünnen, aber markanten, fossilleeren braunen, phosphatischen Tonstein- oder Eisensteinlage. Die Tone der Schicht 12 enthalten dann bereits echte Rasenien (*R.* cf. *cymodoce* oder *R. berrieri*). Die Grenze zwischen der Baylei und der Cymodoce-Zone wird deswegen bei Schicht 11 gezogen. Die Baylei-Zone wurde bisher nicht formell in Subzonen unterteilt, so daß ihre unterscheidbaren Abschnitte gegenwärtig lediglich als Faunenhorizonte behandelt werden. Das Niveau mit *A. bauhini* liegt gesichert innerhalb oder gerade über der Verbreitung von *Pictonia densicostata*. Seine Position im Profil von Skye ist exakt gleich (Birkelund & Callomon 1985).

7. Beziehungen zwischen subborealen Pictonien und pictoniiden Ammoniten Südwestdeutschlands

Eine Reihe von Homöomorphien zwischen subborealen Arten und wesentlich jüngeren Arten im Unterkimmeridgium und die längere Zeit unsichere Handhabung der Gattungen *Ringsteadia* und *Pictonia* trugen in der Vergangenheit zu mancherlei stratigraphischer Verwirrung bei. Insbesondere die Arbeit von Dohm (1925) über den pommerschen Jura und von Schneid (1940) über Ammoniten von der nördlichen Frankenalb trugen zur Verunsicherung bei. Geyer (1963) vermochte zwar die Schneidsche Namensflut für verschiedene morphologische Ausprägungen innerhalb der Variationsbreite einiger Arten etwas einzudämmen, ging aber nicht näher auf die systematischen Beziehungen der Arten des subborealen Raums zu den Schneidschen „Pictonien" und „Ringsteadien" ein.

Bis heute ungeklärt geblieben ist daher die Frage, ob es in Süddeutschland überhaupt Pictonien im strengen Sinne gibt, oder ob lediglich Homöomorphien vorliegen. Von den bereits Schneid vorliegenden Stücken boten sich bisher 2 Kandidaten an: *Rasenia perisphinctoides* Wegele und *Rasenia dacquei* Wegele, beide aus der Planula-Zone des Fränkischen Juras stammend. Arkell (1956: 115) bestritt entschieden, daß beide Arten zur Gattung *Pictonia* gehören, wie dies vorher Schneid (1940) vertreten hatte. Geyer (1961) beließ hingegen *R. perisphinctoides* bei der Gattung *Pictonia*, während er *R. dacquei* zu *Pachypictonia* stellte, ohne allerdings zu bedenken, daß der Holotypus von *R. dacquei* aus der Planula-Zone stammt, die von ihm als synonym angesehenen Pachypictonien hingegen aus der Hypselocyclum-Zone. Hantzpergue (1989) stellte dann *Rasenia perisphinctoides* Wegele in die Synonymie von *Pictonia thurmanni* (Contejean), ohne daraus allerdings für Korrelationen zwischen subborealen und submediterranen Gliederungsschemata irgendwelche Schlußfolgerungen zu ziehen.

Ein wesentliches Merkmal der Gattung *Pictonia* ist das Auftreten kräftiger Einschnürungen mit darauffolgenden stark verdickten, kragenartigen Rippen. Dieses

Merkmal tritt allerdings auch in jüngeren Schichten bei echten Rasenien wie *Rasenia cymodoce* (d'Orbigny), *Rasenia involuta* Spath oder *Rasenia optima* Mesezhnikov auf. Die Einschnürungen mit kragenartiger darauffolgender Rippe konnten am Holotypus von „*Rasenia*" *perisphinctoides* beobachtet werden, was sogar bereits in der Beschreibung von Wegele (1929) erwähnt wird und bei weiteren Exemplaren der Art aus der Planula-Zone (Taf. 7, Fig. 13–14) ebenfalls auffällt. Sehr ähnlich im Berippungsstil ist aber auch die Art *Rasenia inconstans* Spath aus dem Unter-Kimmeridgium (Cymodoce-Zone) Grönlands (vgl. Birkelund & Callomon 1985). Die süddeutsche Art *Pictonia perisphinctoides* steht morphologisch intermediär zwischen *Pictonia thurmanni* und *Rasenia inconstans*, könnte aber durchaus noch an erstere angeschlossen werden, wie dies Hantzpergue (1989) vertrat. Wie eine Prüfung des Holotypus von *P. perisphinctoides* in München ergab, stellt „*Rasenia dacquei* Wegele" wohl nichts anderes als ein Adultstadium von *Pictonia perisphinctoides* dar. Mit der hier neu aufgestellten *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp. kommt bereits in der jüngsten Bimammatum-Zone eine Art vor, die sich morphologisch und stratigraphisch als Vorläufer von *Pictonia perisphinctoides* geradezu anbietet. *P. praeperisphinctoides* ist im Gegensatz zu den an die Ringsteadien anschließenden hochmündigen und engnabeligen *Vineta*-Arten ausgesprochen weitnabelig und dicht berippt, was sie in die Nähe zu *Pictonia densicostata* Salfeld rücken läßt.

In der jüngsten Bimammatum-Zone und noch auffälliger in der Planula-Zone Süddeutschlands dominieren unter den perisphinctiden Ammoniten eindeutig die mediterranen Orthosphincten und die Praeataxioceraten (bzw. Subnebroditen). *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp. und *P. perisphinctoides* stellen hingegen ausgesprochen exotische Elemente dar, die sicher nicht zur einer typischen süddeutschen bzw. tethyalen Faunenassoziation gehören. Man muß diese süddeutschen Pictonien wohl als Vertreter einer Randpopulation betrachten, die aufgrund unzureichenden genetischen Austauschs in morphologischer Hinsicht deutliche Tendenzen zu artlicher Aufspaltung in Gestalt geographischer Rassen zeigt. Dasselbe gilt im übrigen auch für die Vertreter der Gattung *Ringsteadia*. Dabei kommen die „submediterranen" Morphotypen gerade noch innerhalb des Variationsspektrums von Arten in ihrem subborealen Herkunftsgebiet zu liegen. Untergeordnet mögen noch als weitere Gründe für morphologische Unterschiede geringfügige Altersunterschiede der jeweils aufeinanderfolgenden Faunenhorizonte in beiden Juraprovinzen und natürlich auch die unterschiedliche Erhaltung eine gewisse Rolle spielen. Eine reine Homöomorphie kann allerdings dadurch ausgeschlossen werden, daß die zugehörigen Mikroconchen in Gestalt der Gattung *Prorasenia* in beiden Provinzen gleichermaßen vorhanden sind.

Neben den Pictonien existiert aber noch eine weitere Gruppe, die man eng an die Ringsteadien des Oberoxfordiums anschließen kann. Für sie kann man die Gattung *Vineta* Dohm 1925 verwenden. Die Typusart dieser Gattung, *V. jaekeli*, steht der Art *Ringsteadia evoluta* Salfeld aus dem obersten Oxfordium außerordentlich nahe und könnte möglicherweise sogar damit identisch sein. Kleine Unterschiede der Typusexemplare im Grad ihrer Involution mögen auf innerartlicher Variation oder geringfügiger Altersverschiedenheit beruhen. *Ringsteadia* cf. *evoluta* kommt als große Seltenheit im *tizianiformis*-Horizont der Hauffianum-Subzone vor. Belegstücke liegen vom Sauserbrunnen bei Laufen/Eyach (Slg. P. Riederle, SMNS) und von der Basis der Werkkalk-Formation von Kirchleus bei Kronach (Nordfranken, Slg. F. & H. Martin, Kronach) vor. Bereits Quenstedt (1887/88, Taf. 112, Fig. 1) beschrieb ein adultes Exemplar dieser Art vom Sauserbrunnen als „*Ammonites* cf. *laevigyratus*".

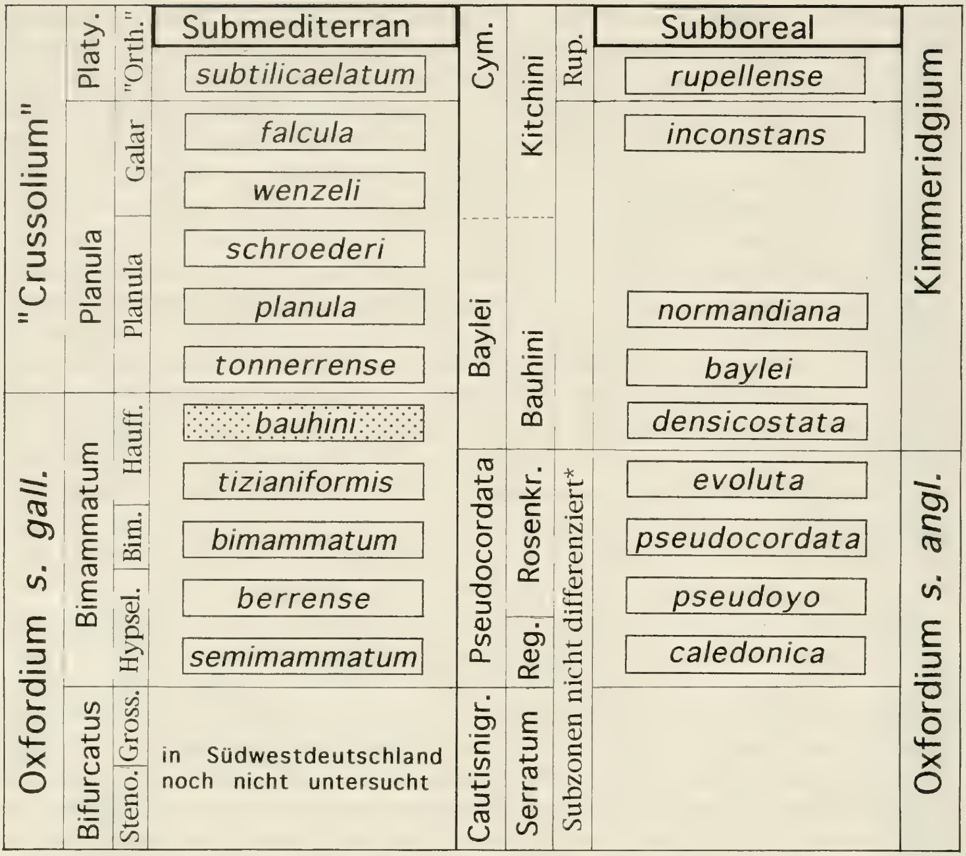

"Crussolium"
Oxfordium s. gall.
Platy.
Planula
Bimammatum
Bifurcatus
"Orth."
Galar
Planula
Hauff.
Bim.
Hypsel.
Gross.
Steno.
Submediterran
subtilicaelatum
falcula
wenzeli
schroederi
planula
tonnerrense
bauhini
tizianiformis
bimammatum
berrense
semimammatum
in Südwestdeutschland noch nicht untersucht
Cym.
Baylei
Pseudocordata
Cautisnigr.
Kitchini
Bauhini
Rosenkr.
Reg.
Serratum
Rup.
Subzonen nicht differenziert*
Subboreal
rupellense
inconstans
normandiana
baylei
densicostata
evoluta
pseudocordata
pseudoyo
caledonica
Kimmeridgium
Oxfordium s. angl.

Abb. 10. Versuch einer Korrelation der submediterranen Faunenhorizont-Abfolge im Oxfordium/Kimmeridgium-Grenzbereich (basierend auf dem Schwäbisch-Fränkischen Jura) mit subborealen und borealen Gliederungsschemata (unter Berücksichtigung von Daten aus Birkelund & Callomon 1985; Hantzpergue 1989; Schweigert 1995a, 1995b und Wright 1996; * die subborealen Faunenhorizonte besitzen bei Wright 1996 Subzonen-Rang).

Die jüngeren Vertreter der Gattung aus der Planula-Zone werden aber generell engnabeliger (vgl. *Vineta weinlandi* [E. Fischer] in Nitzopoulos 1974). Die früher eher in den Verwandtschaftskreis mediterraner Perisphinctiden gestellte Art *Ammonites streichensis* Oppel stellt nach ihrer Skulpturentwicklung ohne Zweifel ebenfalls einen relativ frühen Vertreter der Gattung *Vineta* dar. Die baltische (?) Gattung *Vineta* ist über die Hessische Straße gelegentlich in den submediterranen Jura von Süddeutschland eingewandert. Bei dem von Enay (1966) aus der Ardèche als *Vineta* cf. *weinlandi* beschriebenen Ammoniten aus der Hypselus-Subzone handelt es sich jedoch um ein adultes Exemplar der Art *Ringsteadia salfeldi* Dorn. Es läßt sich von *Vineta weinlandi* leicht durch die lang anhaltende Berippung und seine größere Nabelweite unterscheiden. Die Art *Ringsteadia salfeldi* Dorn steht der subborealen Art *Ringsteadia caledonica* Sykes & Callomon am nächsten oder ist, soweit man nach der Variationsbreite der relativ wenigen vorliegenden Stücke abschätzen kann, damit sogar identisch. Ebensolche Ringsteadien wurden im *semimammatum*-Horizont des polnischen Oberjuras festgestellt (Matyja & Wierzbowski 1994: 357). Die zugehörigen Mikroconche werden zur Gattung *Microbiplices* gestellt, die aber im Grunde nur frühe Formen von *Prorasenia* darstellen, bei denen das bipartite Berippungsstadium extrem früh einsetzt. Da *Ringsteadia caledonica* einen Faunenhorizont der borealen Serratum-Zone charakterisiert (vgl. Sykes & Callomon 1979), wird die Korrelation zwischen der submediterranen Zonenfolge mit der borealen Gliederung hier nun gegenüber Matyja & Wierzbowski (1995, Abb. 2) etwas abweichend beurteilt (Abb. 10). Der *caledonica*-Faunenhorizont könnte allerdings auch noch mit höheren Abschnitten der Bifurcatus-Zone korrelieren, wenn man berücksichtigt, daß einerseits *R. caledonica* bereits in der höheren Serratum-Zone auftritt und andererseits auch im Submediterran erste Ringsteadien in der Bifurcatus-Zone erscheinen (Schairer 1989: 125). Die zwischen der Serratum- und der Rosenkrantzi-Zone angesiedelte boreale Regulare-Zone besitzt somit entweder nur eine kurze Zeitdauer (Faunenhorizont?), oder aber es sind häufig Schichtlücken im Grenzbereich Bifurcatus/Bimammatum-Zone vorhanden, die eine exakte Korrelation verschleiern. Möglicherweise lassen sich diese Probleme mit einer genaueren Untersuchung der Bifurcatus-Zone in Südwestdeutschland etwas erhellen. Eine hinreichend detaillierte Untersuchung liegt bis jetzt erst für den keltiberischen Jura Ostspaniens vor (Bello Villalba 1996), in dem aber keine subborealen oder gar borealen Faunenelemente mehr auftreten.

Die Wurzel der gleichfalls hochmündigen, besonders ab der Platynota-Zone häufiger werdenden, außerordentlich großwüchsigen Gattung *Pachypictonia* Schneid (Typusart: *P. indicatoria* Schneid) ist noch unbekannt. Vom Braunenberg bei Wasseralfingen (östliche Schwäbische Alb) liegt aber bereits ein hierzu gehöriges Einzelstück aus den Wohlgeschichteten Kalken vor (Planula-Zone, GPIT).

Eine vermutlich endemische Pictonienart tritt im nordsibirischen Oberjura im Hangenden der dortigen „Ravni“-Zone auf (Mesezhnikov 1967) und gibt einen Anhaltspunkt für ein frühes Kimmeridgium-Alter der Fundschichten. Die Ammonitenfauna der „Ravni“-Zone wurde zunächst als Äquivalent der Regulare-Zone angesehen (Sykes & Callomon 1979: 855). Das Auftreten von *Amoeboceras* ex gr. *schulginae* sowohl im borealen Jura der Barents-See (Wierzbowski & Smelror 1993) als auch in Südwestdeutschland jeweils gemeinsam mit *Amoeboceras bauhini* läßt vermuten, daß die „Ravni-Zone“ einen größeren zeitlichen Umfang besitzt und möglicherweise noch mit basalen Teilen der subborealen Baylei-Zone überlappt.

8. Zur Korrelation des *bauhini*-Horizonts im tethyalen Oberjura

Im eigentlichen tethyalen Jura fehlt die (sub-)boreale Ammonitengruppe der Amoeboceraten fast völlig, so daß eine direkte Korrelation mit subborealen Abfolgen bislang nicht möglich war. Die Kenntnis der gesamten Ammonitenfauna des *bauhini*-Horizonts erlaubt es nun, im Prinzip auch dort zu korrelieren, wo aus paläogeographischen Gründen keine subborealen Faunenelemente mehr vorkommen. Besonders leicht kenntlich ist glücklicherweise die Zonenindexart des jüngsten Oxfordiums im tethyalen Zonenschema, *Taramelliceras hauffianum* (Oppel). Der *bauhini*-Horizont stellt sogar den Typushorizont dieser Art dar. Auch die Orthosphincten vom *tiziani*-Typ sind überaus bezeichnend. Damit bildet der *bauhini*-Horizont ein leicht kenntliches Niveau für das Erkennen des Oxfordium-Kimmeridgium-Grenzbereichs. Freilich ist die Hauffianum-Subzone häufig auch kondensiert oder stellt eine Schichtlücke dar, wie dies etwa in weiten Teilen Ostspaniens (AURELL et al. 1990) oder in Teilen der Südalpen der Fall ist (PAVIA et al. 1987).

Das Auftreten von *Taramelliceras „costatum“* (QUENSTEDT) in Profilen des Oxfordium/Kimmeridgium-Grenzbereichs zeigt stets noch sicheres Ober-Oxfordium an. Nach den süddeutschen Erkenntnissen dürfte ein „*planula-costatum*-Horizont“, wie er in Polen eingeführt wurde (MATYJA & WIERZBOWSKI 1988) einen größeren Zeitraum im Grenzbereich Bimammatum-Zone/Planula-Zone umfassen, wobei in weiten Teilen Polens, besonders den Übertageaufschlüssen im Polnischen Mittelgebirge, eindeutige Anzeichen für das Vorhandensein des *bauhini*-Horizonts nach den publizierten Daten zu fehlen schienen. Inzwischen konnte ein entsprechendes Niveau doch nachgewiesen werden (MATJA & WIERZBOWSKI 1997, im Druck). Auch aus einem gut untersuchten Profil in den Veronesischen Alpen (MASSARI et al. 1988) werden Faunenelemente der basalen Planula-Zone zusammen mit solchen der jüngeren Bimammatum-Zone aufgelistet, wobei auffälligerweise *Taramelliceras hauffianum* nicht gemeldet wird. Die Fundschicht setzt sich hier nach dem angegebenen Profil aus einer Kalkbank mit drei Stromatolithlagen zusammen, so daß vermutlich mehrere räumlich und zeitlich voneinander getrennte Faunen zusammengefaßt wurden. Die Einwanderungswellen borealer Ammoniten in den polnischen Oberjura bekräftigen nachdrücklich eine nötige Tieferlegung der Kimmeridgium-Untergrenze in tethyal gegliederten Zonenschemata (MATYJA & WIERZBOWSKI 1994, 1995).

Wie bereits im systematischen Abschnitt ausgeführt wurde, besitzen einige aus dem „Rauracien“ von Madagaskar (COLLIGNON 1959) beschriebene Perisphinctiden bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit *Orthosphinctes tiziani*. Sie weisen gleichfalls auf inneren Windungen neben biplikaten Rippen gelegentlich Einzelrippen sowie auf äußeren Windungen zunehmend polygyrate Rippeneinheiten auf, wobei die vordere Teilrippe nicht ganz mit dem biplikaten Stammast verschmolzen ist. Falls hier nicht eine besonders weitgehende Homöomorphie vorliegt, könnte damit der Oxfordium/Kimmeridgium-Grenzbereich im madegassischen und indischen Oberjura nachgewiesen werden.

Ammoniten der Gattung *Subnebrodites* treten in Südwestdeutschland nach bisheriger Auffassung erst ab dem *tonnerrense*-Horizont auf und kennzeichnen damit die Basis der Planula-Zone. Bei den mikroconchen Perisphinctiden scheint sich ein allmählicher Übergang von *Orthosphinctes tiziani* zu *Praeataxioceras tonnerrense* zu vollziehen, weswegen ATROPS (1982: 49) diese Herleitung für wahrscheinlich hielt. Auch PÉREZ-URRESTI (1996) leitet die „Idoceraten“ der Planula-Zone von *Orthosphinctes tiziani* ab. Betrachtet man jedoch die jeweiligen makroconchen Partner, so muß man diese Annahme verwerfen, denn der makroconche Partner von *P. tonnerrense* ist von *Subnebrodites planula* (HEHL in ZIETEN) kaum zu unterscheiden und zeigt andererseits keinerlei Beziehungen zu *Pseudorthosphinctes* cf. *alternans* (ENAY). Die auffällig prorsiradiate, vorwiegend bipartite, relativ weitständige Berippung mit gelegentlichen marginalen Schaltrippen tritt jedoch viel deutlicher in der Art *Praeataxioceras virgulatus* (QU.) im *bimammatum*-Horizont der Bimammatum-Zone auf. Der damit korrespondierende, bislang oft unbenannte Makroconch (abgebildet in KARVÉ-CORVINUS 1966, Taf. 23, Fig. 2 und ATROPS 1981, Taf. 19, Fig. 1) zeigt tatsächlich eine Skulpturentwicklung, die sich bei makroconchen Subnebroditen wiederfindet. Im jüngsten Faunenhorizont der Bimammatum-Zone, dem *bauhini*-Horizont, fehlen bisher im Schwäbisch-Fränkischen Jura weitere Zwischenglieder, so daß man annehmen muß, daß sich diese in einer anderen Faunenprovinz fortentwickelt haben.

Die freilich mit einer völlig anderen Intention geschaffene Gattung *Praeataxioceras* Atrops 1982 (TA: *Perisphinctes laufenensis* Siemiradzki = *Ammonites virgulatus* Quenstedt) ist somit für mikroconche Subnebroditen verfügbar, wenn man diese nomenklatorisch von den Makroconchen abtrennen möchte. Andererseits sind aus der Planula-Zone noch andere Perisphinctiden bekannt, die ebenfalls eine ataxioceratoide Berippung aufweisen (vgl. Loreau & Tintant 1968; Nitzopoulos 1974). Diese lassen sich unter Umständen ebenfalls aus der *virgulatus*-Gruppe herleiten.

Darüber hinaus muß bei Korrelationen mit der Tethys berücksichtigt werden, daß es bemerkenswerte Homöomorphien zwischen den Gattungen *Subnebrodites* Spath und *Geyssantia* Meléndez gibt. Letztere tritt bereits in der Bimammatum-Zone auf (Meléndez 1989) und reicht mindestens bis in die mittlere Planula-Zone. Metahaploceraten der *litocerum*-Gruppe und ihre zugehörigen Mikroconchen (ex gr. *„Lingulaticeras" modestiforme*) sind bereits in der älteren Hauffianum-Subzone vorhanden und werden im *bauhini*-Horizont zu einem überaus häufigen Faunenelement. Dies läßt sich auch in Profilen Südostfrankreichs erkennen (z.B. Karvé-Corvinus 1966).

Die taxonomischen Beziehungen zwischen den Gattungen *Subnebrodites* Spath (TA: *Ammonites planula* Hehl in Zieten) und *Idoceras* Burckhardt (TA: *Ammonites balderus* Oppel) sind bis jetzt unklar geblieben. Ferner ist fraglich, welche Rolle die von Burckhardt (1906) aus Mexiko beschriebenen „Idoceraten" spielen. Diese werden meist in das Unter-Kimmeridgium, jünger als Platynota-Zone, eingestuft (von Hillebrandt et al. in Westermann 1992). Andererseits könnten die mexikanischen Idoceratenschichten auch ältere Anteile enthalten. So erinnert ein als *„Aspidoceras contemporaneum* E. Favre" bezeichnetes, extrem weitnabeliges *Physodoceras* an die neue Art *P. wulfbachense* n. sp. Ein als *„Perisphinctes mclachlani* Burckhardt" beschriebener Perisphinctide läßt sich viel eher mit *Orthosphinctes* ex gr. *tiziani* vergleichen als mit Perisphinctiden aus dem höheren Kimmeridgium. Mit *„Oppelia" boesei* Burckhardt tritt eine morphologische Variante von *Metahaploceras* auf, die an den *ausfeldi*-Morphotyp erinnert, wie er in der obersten Bimammatum-Zone und in der Planula-Zone bekannt ist. Selbst *„Simoceras aguilerae* Burckhardt" und die wohl zugehörigen mikroconchen *„Simoceras* cfr. *doublieri* d'Orb." schließen eine ältere Einstufung (z.B. Planula-Zone) von Teilen der mexikanischen Idoceratenschichten keineswegs aus. Aus der fränkischen Planula-Zone beschrieb bereits Zeiss (1962b) einen bemerkenswerten Einzelfund von *„Mesosimoceras"* (= *Presimoceras*), und der Holotypus und gleichzeitig bislang einzige Beleg der Art *Presimoceras nodulatum* (Quenstedt) stammt nicht aus Schichten des Weißjura γ, sondern aus der Bimammatum-Zone (im Lochengebiet von Quenstedt fälschlicherweise dem Weißjura β zugerechnet und im Kapitel über den Weißjura γ beschrieben!). Die Art *Presimoceras aguilerae* (Burckhardt) mit ihren ventrolateral verstärkten Rippen vermittelt morphologisch sogar ausgezeichnet zwischen *Presimoceras nodulatum* (Quenstedt) und der Art *Presimoceras herbichi* (von Hauer), die im Schwäbischen Jura in einem Faunenhorizont der Hypselocyclum-Zone auftritt (= *„planulatum*-Horizont" mit *Parataxioceras planulatum*, *Ataxioceras hypselocyclum*, *Metahaploceras strombecki*, *Streblites tenuilobatus*, *Coryceras dentatum*). In der Bimammatum-Zone kommen auch entsprechende Mikroconche vor, wie ein Fundstück aus dem *bimammatum*-Horizont von Mühlheim/Donau und die Überprüfung des Holotypus von *Ammonites macerrimus* Quenstedt ergab. Die ursprüngliche Fundniveau-Angabe dieser Art im Weißjura alpha war fälschlicherweise immer wieder angezweifelt und dieser in die Lacunosamergel-Formation verlegt worden (z.B. Schlegelmilch 1994: 69). Schließlich könnte es sich bei der aus Mexiko beschriebenen Art *Epicephalites epigonus* (Burckhardt) durchaus um einen Vertreter der Mayaitidae handeln, wie sie im indopazifischen Raum im höheren Oxfordium verbreitet sind. Ein vergleichbares Stück wurde aus dem Ober-Oxfordium von Südspanien als „*Epimayaites* sp." abgebildet (Lillo Bevia 1976, Taf. 2, Fig. 7–8).

Wohl bedingt durch die sich verändernden paläogeographische Verbindungen vollzieht sich an der Basis der Planula-Zone ein allmählicher Wandel in der Ammonitenfauna. Nur wenige Gattungen wie *Trimarginites* scheinen im *tonnerrense*-Horizont und jüngeren Schichten nicht mehr vorzukommen. Viele für das jüngere Unter-Kimmeridgium (einschließlich oberes tethyales „Ober-Oxfordium") bezeichnende Faunenelemente wie *Physodoceras*, bispinose Aspidoceraten oder die oben erwähnten Vertreter von *Presimoceras* und *Subnebrodites* sind andererseits als „exotische" Faunenelemente mit ihrem vollständig ausgebildeten Merkmalsgepräge bereits früher vorhanden.

Aus praktischen Gründen ist es wohl sinnvoll, die Untergrenze des mediterranen Kimmeridgiums (= „Crussolium" sensu Rollier, vgl. Enay 1963: 9) künftig an die Basis der Planula-Zone zu legen, da der *bauhini*-Horizont aufgrund des Auftretens der Subzonen-Indexart *Taramelliceras hauffianum* formal noch in die Bimammatum-Zone des mediterranan Ober-Oxfordiums gehört. Alternativ dazu könnte man natürlich auch ebensogut die Hauffianum-Subzone als älteste Vollzone dem „Crussolium" zuschlagen. Die bisherige Grenzziehung an der Basis der Platynota-Zone ist hingegen, wenn man die Ammonitenfaunen von Galar-Subzone und früher Platynota-Zone vergleicht, wesentlich schwerer zu fassen als diejenige zwischen der Hauffianum-Subzone und der Planula-Zone, zumal dann, wenn keine Sutnerien vorhanden sind (vgl. Atrops 1982). Abgesehen davon tritt in Süddeutschland in diesem Grenzbereich auf wenigen Profilmetern eine Häufung mehrerer schwer zu unterscheidender Faunenhorizonte auf. Sedimentologisch fallen Fossilanreicherungen, lokale Hartgründe und glaukonitische Niveaus auf (z.B. Schairer & Schlampp 1995), deren jeweilige exakte stratigraphische Stellung zum Teil noch nicht völlig geklärt ist.

9. Literatur

Ahmed, S. T. (1987): Oxfordian and Lower Kimmeridgian ostracods from the South Ferriby Quarry, South Humberside. – Proc. Yorkshire geol. Soc., **46**: 267–274, 5 Abb.; Bradford.

Arkell, W. J. (1933): The Jurassic System in Great Britain. XII+681 S., 41 Taf., 97 Abb.; Oxford (Clarendon Press).

– (1946): Standard of the European Jurassic. – Bull. geol. Soc. America, **57**: 1–34, 4 Tab.; New York.

– (1947): The geology of the Country around Weymouth, Swanage, Corfe and Lulworth. – Mem. geol. Surv. Great Britain. XII+386 S., 18 Taf., 84 Abb., 1 Kt.; London.

– (1956): Jurassic Geology of the World. 757 S., 46 Taf., 102 Abb., 26 Tab.; Edinburgh & London (Olivier & Boyd).

Atrops, F. (1982): La sous-famille des Ataxioceratinae dans le Kimméridgien inférieur du sud-est de la France; systématique, évolution, chronostratigraphie des genres *Orthosphinctes* et *Ataxioceras*. – Doc. Lab. géol. Lyon, **83**: 1–463, 45 Taf.; Lyon.

Atrops, F., Gygi, R., Matyja, B. A. & Wierzbowski, A. (1993): The *Amoeboceras* faunas of the Middle Oxfordian – lowermost Kimmeridgian, Submediterranean succession, and their correlation value. – Acta geol. Polonica, **43**: 213–227, 2 Taf., 3 Abb.; Warszawa.

Aurell, M., Meléndez, G. & Salas, R. (1990): The Oxfordian depositional sequence in the Central and Eastern Iberian Chain (N.E. Spain). – 1st Oxfordian Meeting, Zaragoza 1988. – Sem. Paleont. Zaragoza, **2**: 85–118, 8 Abb.; Zaragoza.

Bello Villalba, J. (1996): La Biozona Bifurcatus en el Sector Nororiental (Rama Aragonese) de la Cordillera Ibérica: Associaciones de Ammonites y Bioestratigrafia. – Coloq. Paleont., **48**: 11–23, 2 Taf., 2 Abb.; Madrid.

Berz, K. C. (1936): Erläuterungen zur Geologischen Karte vom Württemberg 1: 25000, Blatt 7918 Spaichingen. 135 S., 5 Abb.; Stuttgart.

Birkelund, T. & Callomon, J. H. (1985): The Kimmeridgian ammonite faunas of Milne Land, central East Greenland. – Grønl. geol. Unders., Bull., **153**: 1–56, 23 Taf., 7 Abb.; København.

Brenner, W. (1988): Dinoflagellaten aus dem Unteren Malm (Oberer Jura) von Süddeutschland; Morphologie, Ökologie, Stratigraphie. – Tübinger mikropaläont. Mitt., **6**: 1–116, 20 Taf., 23 Abb.; Tübingen.

Brookfield, M. E. (1978): The lithostratigraphy of the upper Oxfordian and lower Kimmeridgian Beds of South Dorset, England. – Proc. Geol. Assoc., **89/1**: 1–32; London.

Bubeck, W. (1933): Stratigraphie und Tektonik bei Fridingen und Mühlheim im Donautal. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **89**: 1–64, 2 Taf., 11 Abb., 2 Kt.; Stuttgart.

Buckman, S. S. (1924): Type ammonites, V, **48**: 29–44, 11 Taf.; London (Wheldon & Wesley).

Burckhardt, C. (1906): La faune jurassique de Mazapil. – Boll. Inst. geol. Mexico, **23**: 1–216; Mexico.

Cariou, E., Enay, R. & Tintant, H. (1971): Oxfordien (Province Subméditerranéenne). – *In*: Mouterde, R. (Hrsg.): Les zones du Jurassique en France. – C. R. Séances Soc. géol. France, **1971**: 18–21; Paris.

Checa, A. (1985): Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, Fam. Aspidoceratidae, Subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae). – Tesis doctoral Univ. Granada, XVII+413 S., 42 Taf.; Granada.

Choffat, P. (1893): Déscription de la faune jurassique du Portugal, Classe des Céphalopodes. Prem. Sér., Ammonites du Lusitanien de la contrée de Torres-Vedras. – Mém. Dir. Trav. géol. Portugal, **26**: 1–82, 19 Taf.; Lisbonne.

Christ, H. A. (1961): Über *Campylites* und *Trimarginites*. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **111**: 274–323, 3 Taf.; Stuttgart.

Coe, A. L. (1996): A comparison of the Oxfordian successions of Dorset, Oxfordshire, and Yorkshire. – *In*: Taylor, P. D. (Hrsg.): Field Geology of the British Jurassic. S. 151–172; London (Geol. Soc.).

Collignon, M. (1959): Fossiles caractéristiques de Madagascar. IV. Argovien et Rauracien. – Taf. 47 – 95; Tananarive (Service Géologique).

Cox, B. M. & Gallois, R. W. (1981): The stratigraphy of the Kimmeridge Clay of the Dorset type area and its correlation with some other Kimmeridgian sequences. – Rep. Inst. Geol. Sci. London, **80/4**: 1–44; London.

Cox, B. M. & Sumbler, M. G. (1994): The Oxfordian-Kimmeridgian boundary beds in Southern England (Dorset to Fenland). – Geobios, Mém. Spec., **17**: 133–140, 5 Abb.; Lyon.

Dieterich, E. (1940): Stratigraphie und Ammonitenfauna des Weißen Jura β in Württemberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **96**: 1–40, 2 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

Douvillé, H. (1881): Note sur la partie moyenne du terrain jurassique dans le Bassin de Paris, et sur le terrain corallien en particulier. – Bull. Soc. géol. France, (3), **9**: 439–474, 1 Tab.; Paris.

Enay, R. (1963): La nomenclature stratigraphique du Jurassique terminal, ses problèmes et sa normalisation. – Bull. Trim. Serv. Inform. Géol. B. R. G. M., **59**: 1–9, 2 Abb.; Paris.

– (1966): L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura français – Étude stratigraphique. – Nouv. Arch. Mus. d'Hist. nat. Lyon, **8**: 1–624, 40 Taf., 178 Abb.; Lyon.

– (1978): A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions. – Haliotis, **6**: 97–118, 3 Taf.; Paris..

Engel, T. (1911): Geologischer Exkursionsführer durch Württemberg. VIII+182 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Favre, E. (1876): Déscription des Fossiles du terrain Oxfordien des Alpes Fribourgeoises. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **3**: 1–76, 7 Taf.; Genève.

Fischer, E. (1913): Über einige neue oder in Schwaben bisher unbekannte Versteinerungen des Braunen und Weißen Jura. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **69**: 31–59, 1 Taf.; Stuttgart.

Fontannes, F. (1879): Descriptions des Ammonites des Calcaires du Chateau de Crussol – Ardèche (Zones à *Oppelia tenuilobata* et *Waagenia Beckeri*). XI+122 S., 13 Taf.; Lyon & Paris.

Gallois, R. W. & Cox, B. M. (1976): The stratigraphy of the Lower Kimmeridge Clay of eastern England. – Proc. Yorkshire geol. Soc., **41**: 13–26, 1 Taf.; London.

Gaunt, G. D., Fletcher, T. P. & Wood, C. J. (1992): Geology of the country around Kingston upon Hull and Brigg. British Geol. Surv., sheets 80 u. 89 (England and Wales) X+172 S.; London (HMSO).

Geyer, O. F. (1961): Monographie der Perisphinctidae des unteren Unterkimmeridgium (Weißjura gamma, Badener Schichten) im süddeutschen Jura. – Palaeontographica, A, **117**: 1–157, 22 Taf., 157 Abb., 107 Tab.; Stuttgart.

– (1969): The ammonite genus *Sutneria* in the Upper Jurassic of Europe. – Lethaia, **2**: 63–72, 4 Abb., 2 Tab.; Oslo.

Glaub, I. (1994): Mikrobohrspuren in ausgewählten Ablagerungsräumen des europäischen Juras und der Unterkreide (Klassifikation und Palökologie). – Courier Forsch.-Institut Senckenberg, **174**: 1–324, 14 Taf., 77 Abb., 26 Tab.; Frankfurt a. M.

Gygi, R. A. (1969): Zur Stratigraphie der Oxford-Stufe (Oberes Jura-System) der Nordschweiz und des süddeutschen Grenzgebiets. – Beitr. geol. Kt. Schweiz, N.F., **136**: 1–123, 13 Taf., 11 Abb., 9 Tab., 6 Beil.; Bern.

– (1991): Die vertikale Verbreitung der Ammonitengattungen *Glochiceras, Creniceras* und *Bukowskites* im Späten Jura der Nordschweiz und im angrenzenden Süddeutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **179**: 1–41, 8 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

Hafner, G. (1969): Die Geologie des Blattes Nendingen (Nr. 7919) 1:25000 (Schwäbische Alb). – Arb. geol.-paläont. Inst. Univ. Stuttgart, N.F., **58**: 1–246, 12 Taf., 20 Abb.; Stuttgart.

Hantzpergue, P. (1989): Les Ammonites Kimméridgiennes du haut-fond d' Europe occidentale. Biochronologie, Systématique, Évolution, Paléobiogéographie. – Cahiers de Paléontologie. 428 S., 45 Taf., 141 Abb.; Paris.

Haskell, B. (1986): The sedimentary processes involved in the formation of Oxfordian sponge-algal bioherm mounds on Plettenberg, Southern Germany. Dipl.-Arb. Univ. Tübingen, 88 S., 28 Abb., 2 Kt.; Tübingen. – [Mskr.]

Haug, E. (1907–1911): Traité de Geologie. I. Les Phénomènes géologiques; II. Les Périodes géologiques. 2021 S., 135 taf., 485 Abb.; Paris (A. Colin).

Hillebrandt, A. v., Smith, P., Westermann, G. E. G. & Callomon, J. H. (1992): Ammonite zones of the circum-Pacific region. – *In*: Westermann, G. E. G. (Hrsg.): The Jurassic of the Circum-Pacific. 247–272, 3 Tab.; Cambridge & New York.

Hölder, H. (1955): Die Ammoniten-Gattung *Taramelliceras*. – Palaeontographica, A, **106**: 37–159, 4 Taf., 182 Abb.; Stuttgart.

Jantschke, H. & Straub, R. (1996): Die Wulfbachquellhöhle (7919/32) bei Mühlheim – Die längste Höhle der Schwäbischen Alb?– Laichinger Höhlenfreund, **31**: 62–63; Laichingen.

Karve-Corvinus, G. (1966): Biostratigraphie des Oxfordiums und untersten Kimmeridgiums am Mont Crussol, Ardèche, im Vergleich mit Süddeutschland. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **126**: 101–141, 5 Taf., 1 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Koerner, U. (1963): Beiträge zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Weißjura α/β-Grenze (Oberoxford) auf der westlichen Schwäbischen Alb. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **6**: 337–394, 11 Taf., 35 Abb.; Freiburg i. Br.

Lillo Bevia, J. (1976): Ammonites del Oxfordiense Superior y Kimmeridgiense de la Sierra de Crevillente (Alicante). – Boll. Geol. y Minero, **87/5**: 462–479, 7 Taf.; Madrid.

Loreau, J. P. & Tintant, H. (1968): Le calcaire de Tonnerre et les formations adjacentes du Jurassique supérieur de l'Yonne. Observations stratigraphiques et paléontologiques. – Bull. Soc. geol. France, sér. 7, **10**: 341–357, 2 Taf., 3 Abb., 4 Tab.; Paris.

Loriol, P. de (1903): Étude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura lédonien. Deuxième partie. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **30**: 77–160, 14 Taf.; Genève.

MALINOWSKA, L. (1972): Middle and Upper Oxfordian in the North-West Part of the Czestochowa Jurassic. – Biul. Inst. Geol., **233**: 5–67, 8 Abb., 14 Taf.; Warszawa.

– (1991): Boreal fauna influences in Upper Oxfordian in North and Central Poland. – Prace pansiwowego Instytutu Geologicznego, **135**: 4–24, 11 Taf., 4 Abb., 4 Tab.; Warszawa.

MASSARI, F., BENETTI , A., CILIA, E. & PEZZONI, N. (1988): Sedimentologia e faune ad ammoniti del Calloviano-Oxfordiano nei Monti Lessini Veronesi: La sezione della „Piccola Mantova" presso Boscochiesanuova. – Mem. Sci. geol. Padova, **40**: 11–133, 1 Taf., 8 Abb., 2 Tab.; Padova.

MATYJA, B. A. (1986): Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites. – Acta geol. Polonica, **36**: 37–68, 4 Taf., 13 Abb.; Warszawa.

MATYJA, B. A. & WIERZBOWSKI, A. (1988): The two *Amoeboceras* invasions in Submediterranean Late Oxfordian of Central Poland. – *In*: ROCHA, R. B. & SOARES, A. F. (Hrsg.): 2nd. Int. Symp. on Jurassic Stratigraphy, **1**: 421–432, 2 Taf., 2 Abb.; Lisboa.

– & – (1994): On correlation of Submediterranean and Boreal ammonite zonations of the Middle and Upper Oxfordian: new data from Central Poland. – Geobios, M.S., **17**: 351–358, 1 Taf., 4 Abb.; Lyon.

– & – (1995): Biogeographic differentiation of the Oxfordian and Early Kimmeridgian ammonite faunas of Europe, and its stratigraphic consequences. – Acta geol. Polonica, **45**: 1–8, 2 Abb.; Warszawa.

MELÉNDEZ, G. (1989): El Oxfordiense en el sector central de la Cordillera Iberica (Provincias de Zaragoza y Teruel). VIII+418 S., 62 Taf., 78 Abb.; Zaragoza & Teruel (Instituto de Estudias Turolenses).

MELÉNDEZ, G., PÉREZ-URRESTI, I. & BELLO, J. (1995): Las subdivisiones bioestratigráficas de la Biozona Bimammatum (Oxfordiense Superior) en la Cordillera Ibérica nororiental: facies y amplitud de las discontinuidades. – Geogaceta, **18**: 117–120, 3 Abb.; Madrid.

MESEZHNIKOV, M. S (1967): A new ammonite Zone of the Upper Oxfordian and the position of the Oxfordian – Kimmeridgian boundary in northern Siberia. – *In*: SAKS, V.N. (Hrsg.): Problems of paleontologic substantiation of detailed Mesozoic stratigraphy of Siberia and the Far East of the USSR. S. 110–130, 6 Taf., 5 Abb.; Leningrad (Nauka). – [Russisch]

MESEZHNIKOV, M. S. & ROMM, G. M. (1973): On the taxonomy of the subgenus *Amoebites* (Cardioceratidae). – Paleont. Zhurnal, **1973/3**: 35–46, 2 Taf., 3 Abb., 2 Tab.; Moskva. – [Russisch]

MORTON, N. & HUDSON, J. D. (1996): Field guide to the Jurassic of the Isles of Raasay and Skye, Inner Hebrides, NW Scotland. – *In*: TAYLOR, P. D. (Hrsg.): Field Geology of the British Jurassic. S. 209–280; London (Geol. Soc.).

NITZOPOULOS, G. (1974): Faunistisch-ökologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen am Schwammstotzen-Komplex von Spielberg am Hahnenkamm. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **16**: 1–143, 11 Taf., 18 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

OPPEL, A. (1857): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. – Jh. vaterl. Ver. Naturkde. Württ., **13**: 141–396, 1 Kt.; Stuttgart.

– (1862–63): III. Über jurassische Cephalopoden. – Palaeont. Mitt., **1**: 127–262, 35 Taf.; Stuttgart.

OPPENHEIMER, J. (1907): Der Malm der Schwedenschanze bei Brünn. – Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarns u. d. Orients, **20**: 221–171, 3 Taf., 2 Tab.; Wien & Leipzig.

ORBIGNY, A. D' (1841): Considérations zoologiques, géologiques et géologico-géographiques sur les Ammonites des terrains crétacés. – Ann. Sci. nat. Zool., **16**: 113–184; Paris.

– (1842–51): Paléontologie française. Terrains jurassiques, I, Céphalopodes. 644 S., 234 Taf.; Paris (Masson).

PÉREZ-URRESTI, J. (1996): Las successiones de Ammonoideos del Oxfordiense Superior en la Cordillera Ibérica nororiental: Nuevos datos bioestratigráphicos. – Coloq. Paleont., **48**: 125–145, 1 Taf., 5 Abb.; Madrid.

POULSEN, N. E. (1993): Dinoflagellate cyst biostratigraphy of the Oxfordian and Kimmeridgian of Poland. – Acta geol. Polonica, **43**: 251–272, 2 Taf., 2 Abb.; Warszawa.

QUENSTEDT, F. A. (1845–1849): Petrefaktenkunde Deutschlands, **1/1**: Cephalopoden. IV+580 S.; Tübingen (Fues).

– (1856–57): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1887–1888): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **3**. Der Weiße Jura. S. 817–1140, 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart). – [1887: 817–944, Taf. 91–103; 1888: 945–1140, Taf. 104–126]

Rollier, L. (1913): Sur quelques Ammonoïdes jurassiques et leur dimorphisme sexuel. – Arch. Soc. phys. nat., (4), **35**: 263–288, 12 Abb.; Genève.

Saks, B. H. (1976): Stratigraphy of the Jurassic System of the North of the USSR. 436 S., 37 Taf., 10 Abb., 13 Tab.; Moscow (Nauka).

Salfeld, H. (1914): Die Gliederung des oberen Jura in Nordwestdeutschland von den Schichten mit *Perisphinctes martelli* Oppel an aufwärts auf Grund von Ammoniten. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beil.-Bd., **37**: 125–246, 2 Tab.; Stuttgart.

Samson, Y., Lepage, G., Hantzpergue, P., Guyader, J., Saint-Germès, M., Baudin, F. & Bignot, G. (1996): Révision lithostratigraphique et biostratigraphique du Kimméridien de la région havraise (Normandie). – Géol. de la France, (3), **1996**: 3–19, 18 Abb.; Paris.

Sapunov, I. G. (1979): Les Fossiles de Bulgarie III 3. Jurassique Supérieur, Ammonoidea. – 263 S., 59 Taf., 15 Abb.; Sofia (Acad. Bulg. Sci.). – [Bulgarisch]

Sarti, C. (1993): Il Kimmeridgiano delle Prealpi Veneto-Trentine, Faune e biostratigrafia. – Mem. Mus. civ. Stor. nat. Verona (II Ser.), Sez. Sci. della Terra, **5**: 1–145, 29 Taf., 66 Abb., 7 Tab.; Verona.

– (1996): Ventral amplitude in ammonites (Phylloceratina) as a sign of dimorphism. – *In*: Olóriz, F. & Rodriguez-Tovar, F. J. (Hrsg.): IV. Intern. Symp. Cephalopods – Present and Past. 151; Granada.

Sauerborn, U. (1995): Lochen bei Balingen. Schwammriffe aus dem Weißjura. – *In*: Weidert, W. K. (Hrsg.): Klassische Fundstellen der Paläontologie, **3**. 106–115, 16 Abb., 1 Tab.; Korb (Goldschneck).

Schairer, G. (1968): Neue Funde zu *Ammonites perarmatus mamillanus* Qu. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **8**: 117–125, 1 Taf.; München.

– (1974): Quantitative Untersuchungen an Perisphinctidae des untersten Unterkimmeridgium der Fränkischen Alb. – Zitteliana, **3**: 37–124, 6 Taf.; München.

– (1989): Ammoniten aus dem Braunen und Weißen Jura von Sengenthal. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 109–131, 3 Taf., 4 Abb., 15 Tab.; München.

Schairer, G. & Schlampp, V. (1995): *Idoceras (Subnebrodites)* in der Platynota-Zone (Unterkimmeridge) von Hartmannshof/Mfr. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **35**: 53–58, 1 Taf., 1 Abb., 1 Tab.; München.

Schlampp, V. (1991): Malm-Ammoniten. Ein Bestimmungsatlas. 184 S., 35 Taf.; Korb (Goldschneck).

Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. VII+297 S., 73 Taf.; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

Schmidt-Kaler, H. (1962): Ammonitenfauna und Stratigraphie des Malm α und β in der südlichen und mittleren Frankenalb. – Erlanger geol. Abh., **43**: 1–12; Erlangen.

Schneid, Th. (1940): Über Raseniiden, Ringsteadiiden und Pictoniiden des nördlichen Frankenjura. – Palaeontographica, **91**: 79–119, 14 Taf.; Stuttgart.

Schweigert, G. (1995): *Amoebopeltoceras* n. g., eine neue Ammonitengattung aus dem Oberjura (Ober-Oxfordium bis Unter-Kimmeridgium) von Südwestdeutschland und Spanien. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **227**: 1–12, 10 Abb.; Stuttgart. – [1995a]

– (1995): Zum Auftreten der Ammonitenarten *Amoeboceras bauhini* (Oppel) und *Amoeboceras schulginae* Mesezhnikov im Oberjura der Schwäbischen Alb. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **151**: 171–184, 2 Abb.; Stuttgart. – [1995b]

– (1995): Neues zur Stratigraphie des schwäbischen Oberjura. – Laichinger Höhlenfreund, **30**: 49–60, 2 Abb.; Laichingen. – [1995c]

– (1997): Die Ammonitengattungen *Simocosmoceras* Spath und *Pseudhimalayites* Spath (Aspidoceratidae) im süddeutschen Oberjura. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **247**: 1–29, 5 Taf., 2 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Smart, J. G. O. & Wood, C. J. (1974): Field meetings: South Humberside. – Proc. Yorkshire geol. Soc., **40**: 586–593; Oxford.

Spath, L. F. (1927–33): Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Cutch). – Mem. geol. Surv. India, Palaeont. Indica, n. S., **9**: VII+945 S., 130 Taf.; Calcutta.

– (1935): The Upper Jurassic invertebrate faunas of Cape Leslie, Milne Land. I. Oxfordian and Lower Kimmeridgian. – Medd. Gr¿nl., **99**: 1–82, 15 Taf.; København.

Sykes, R. M. & Callomon, J. H. (1979): The *Amoeboceras* zonation of the Boreal Upper Oxfordian. – Palaeontology, **22**: 839–903, 20 Taf., 4 Abb.; London.

Tornquist, A. (1896): Die degenerierten Perisphinctiden des Kimmeridge von Le Havre. – Abh. Schweiz. paläont. Ges., **23/3**: 1–43, 8 Taf.; Zürich.

Waagen, W. (1865): Versuch einer allgemeinen Classification der Schichten des oberen Jura. 29 S., 1 Tab.; München (H. Manz).

Wegele, L. (1929): Stratigraphische und faunistische Untersuchungen im Oberoxford und Unterkimmeridge Mittelfrankens. – Palaeontographica, **71**: 117–210, **72**: 1–94, 15 Taf., 1 Tab; Stuttgart.

Wierzbowski, A. (1978): Ammonites and stratigraphy of the Upper Oxfordian of the Wielun Upland, Central Poland. – Acta geol. Polonica, **28**: 299–333, 10 Taf., 7 Abb., 3 Tab.; Warszawa.

– (1991): Biostratigraphical correlations around the Oxfordian/Kimmeridgian boundary. – Acta geol. Polonica, **41**: 149–155, 1 Tab.; Warszawa.

Wierzbowski, A. & Århus, N. (1993): Ammonite and dinoflagellate cyst sucession of an Upper Oxfordian – Kimmeridgian black shale from the Nordkapp Basin, southern Barents Sea. – Newsl. Stratigr., **22**: 7–19, 6 Abb.; Berlin & Stuttgart.

Wierzbowski, A. & Smelror, M. (1993): Ammonite succession in the Kimmeridgian of southwestern Barents Sea, and the *Amoeboceras* zonation of the Boreal Kimmeridgian. – Acta geol. Polonica, **43**: 229–249, 2 Taf., 6 Abb.; Warszawa.

Wignall, P. B. (1990): Depositional history and palaeoecology of the Oxfordian/Kimmeridgian boundary beds at South Ferriby, South Humberside. – Proc. Yorkshire Geol. Soc., **48**: 197–208, 8 Abb., 2 Tab.; Bradford.

Wright, J. K. (1973): The Middle and Upper Oxfordian and Kimmeridgian Staffin Shales at Staffin, Isle of Skye. – Proc. Geol. Assoc., **84**: 447–457; London.

– (1996): Perisphinctid ammonites of the Upper Calcareous Grit (Upper Oxfordian) of North Yorkshire. – Palaeontology, **39**: 433–469, 8 Taf., 7 Abb.; Oxford.

Zeiss, A. (1962): Die Ammonitengattung *Paraspidoceras* L. F. Spath. – Erlanger geol. Abh., **41**: 1–40, 4 Taf., 9 Abb.; Erlangen. – [1962a]

– (1962): Fund eines *Mesosimoceras* im Fränkischen Malm β. – Geol. Bl. NO-Bayern, **12**: 59–61, 1 Abb.; Erlangen. – [1962b]

– (1966): Biostratigraphische Auswertung von Ammonitenaufsammlungen im Profil des Malm α und β am Feuerstein bei Ebermannstadt/Ofr. – Erlanger geol. Abh., **62**: 104–111, 1 Tab.; Erlangen.

Ziegler, B. (1958): Monographie der Ammonitengattung *Glochiceras* im epikontinentalen Weißjura Mitteleuropas. – Palaeontographica, A, **110**: 93–164, 7 Taf., 66 Abb.; Stuttgart.

– (1974): Über Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei „Oppelien“ des oberen Jura (Ammonoidea: Haplocerataceae). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **11**: 1–42, 2 Taf., 19 Abb.; Stuttgart.

Anschrift der Autoren:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
Prof. Dr. J. H. Callomon, University College, 20 Gordon Street, London WCJ 01H, UK.

Tafel 1

Fig. 1, 3, 6, 7, 9, 10, 11. *Amoeboceras bauhini* (Oppel) [m]. Unter-Kimmeridgium, Baylei-Zone, *densicostatum* horizon, basaler Kimmeridge Clay, bed 10a, 1 m über Basis. South Ferriby, Yorkshire. JHC. – x1.

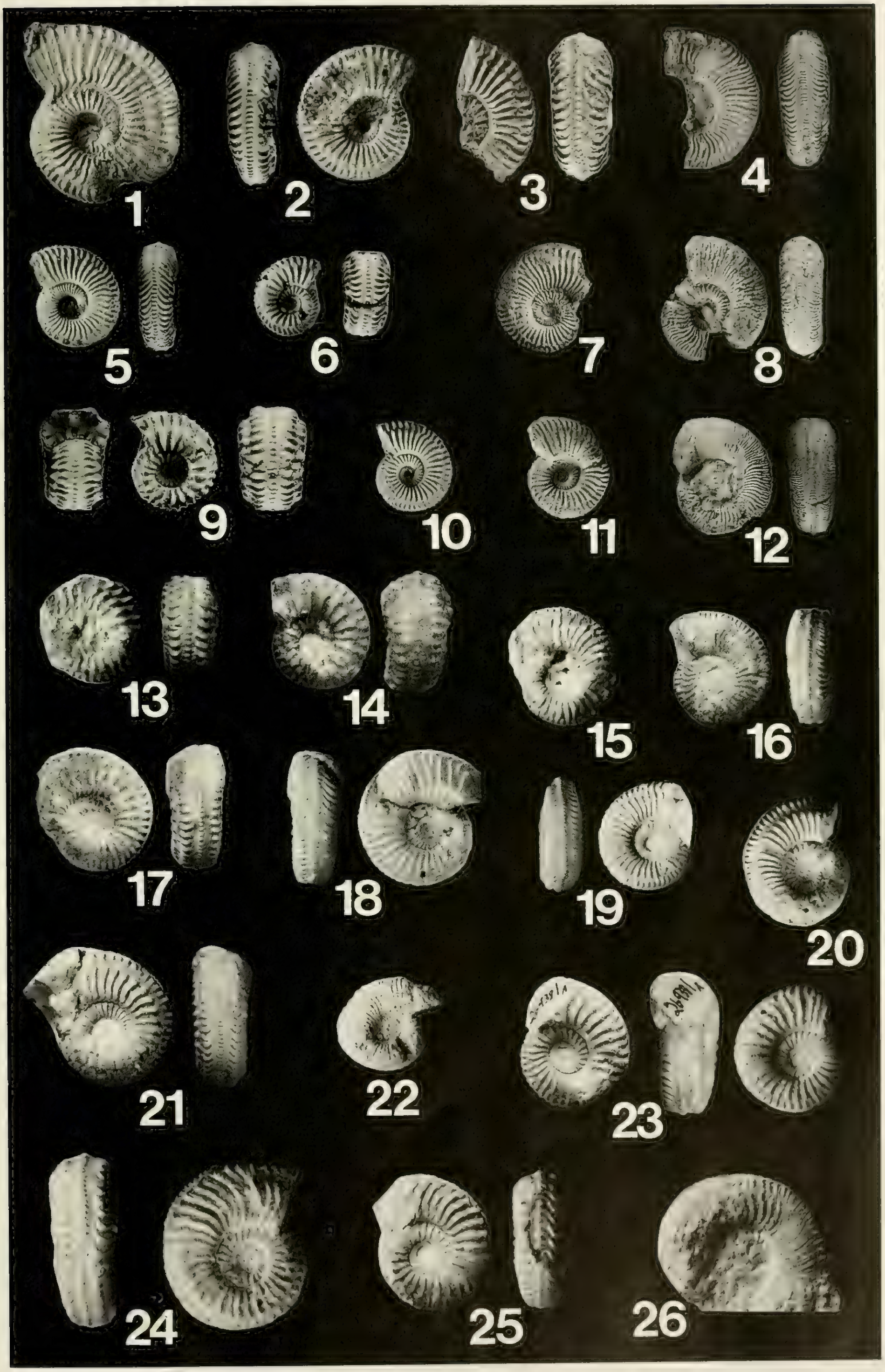
Fig. 2, ?4, 5, 8, 12. *Amoeboceras bauhini* (Oppel) [m]. Unter-Kimmeridgium, Baylei-Zone, *densicostatum* horizon, basaler Kimmeridge Clay, bed 10a, 0,2–0,7 m über Basis. South Ferriby, Yorkshire. JHC. – x1.

Fig. 13–16. *Amoeboceras bauhini* (Oppel) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke. Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 26939/2, 26934/2, 23276/4, 26934/3. – x1.

Fig. 17. *Amoeboceras bauhini* (Oppel) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62779 (leg. A. Lehmkuhl). – x1.

Fig. 18–25. *Amoeboceras bauhini* (Oppel) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 26938/4, 23276/3, 26939/2, 62691/1, 62691/2, 26938/1, 26939/1, 23276/2. – x1.

Fig. 26. *Amoeboceras bauhini* (Oppel) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62692/2 (leg. A. Lehmkuhl). – x1.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26

Tafel 2

Fig. 1. *Amoeboceras schulginae* MESEZHNIKOV [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Lochen-Schwammkalk-Formation, Lochensteinbruch. SMNS 9716 (Coll. EULENSTEIN 1897). – x1.

Fig. 2. *Amoeboceras bauhini* (OPPEL) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS. 26934/1 (Coll. BRACHER). – x1.

Fig. 3. *Ochetoceras marantianum* (D'ORBIGNY) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62701 (Coll. BRACHER). – x1.

Fig. 4. „*Lingulaticeras*" cf. *modestiforme* (OPPEL) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62791 (leg. A. LEHMKUHL). – x1.

Fig. 5. „*Lingulaticeras*" cf. *modestiforme* (OPPEL) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalk-Formation, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle, „Mühlheimer Halle". SMNS 62872 (leg. A. LEHMKUHL). – x1.

Fig. 6. *Glochiceras tectum* ZIEGLER [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62702/1 (Coll. E. REBHOLZ). – x1.

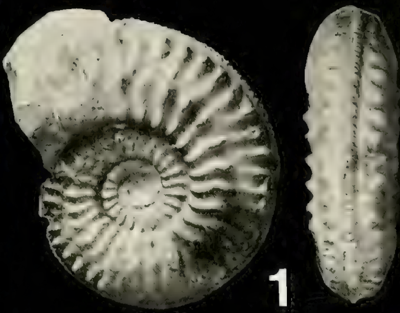
Fig. 7. *Metahaploceras muehlheimense* n. sp. [M], Holotypus. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62780/1 (Coll. BRACHER). – x1.

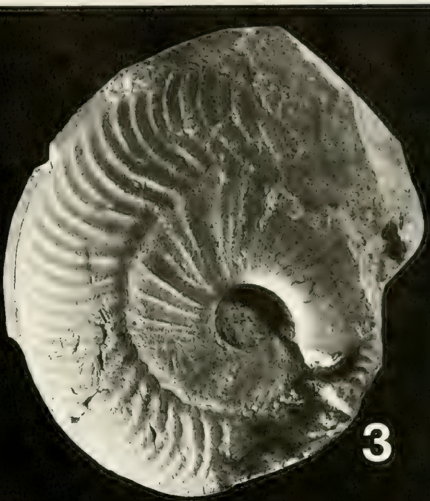
Fig. 8. *Metahaploceras muehlheimense* n. sp. [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62780/3 (Coll. BRACHER). – x1.

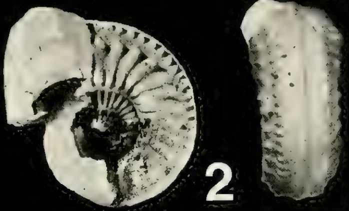
Fig. 9. „*Lingulaticeras*" cf. *modestiforme* (OPPEL) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62700/1 (Coll. E. REBHOLZ). – x1.

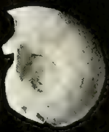
Fig. 10. *Trimarginites aff. stenorhynchus* (OPPEL) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62835 (Coll. BRACHER). – x1.

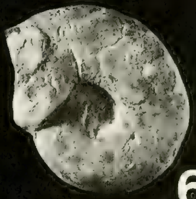
Fig. 11. *Trimarginites trimarginatus* (OPPEL) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Hundsrücken bei Streichen. Original zu QUENSTEDT 1887/88, Taf. 91, Fig. 34 (GPIT). – x1.

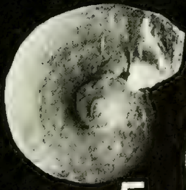

1

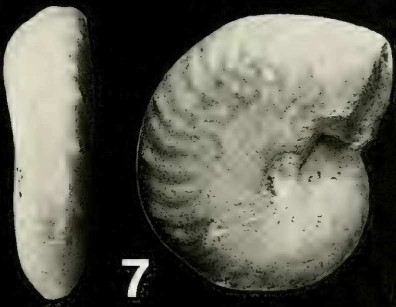

3

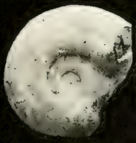

2

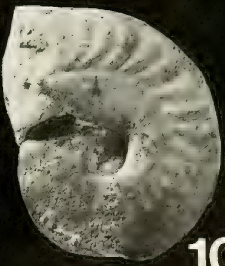

4

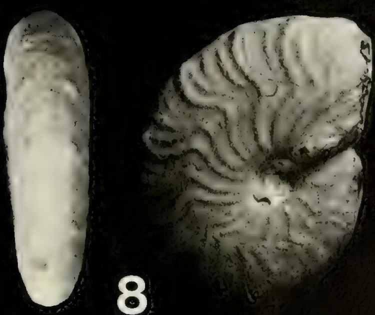

6

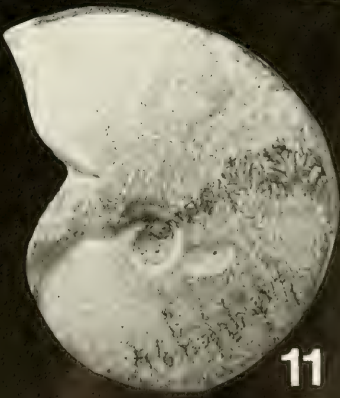

5


7


9


10


8


11

Tafel 3

Fig. 1. *Euprionoceras*? sp., Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg. – a: Ventralansicht; b: Flankenansicht. SMNS 62471 (leg. C. Bechert). – x1.

Fig. 2. *Taramelliceras kobyi* (Choffat) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62696 (Coll. Bracher). – x1.

Fig. 3. *Taramelliceras hauffianum* (Oppel) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". – a: Ventralansicht; b: Flankenansicht. SMNS 62693/1 (Coll. Bracher). – x1.

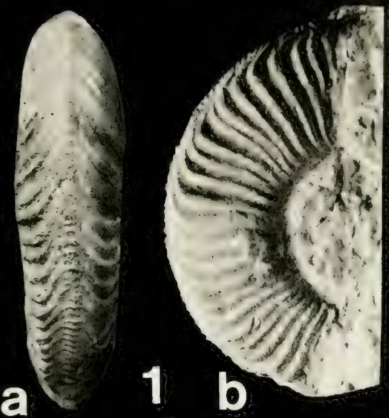
Fig. 4. *Taramelliceras hauffianum* (Oppel) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62694/2 (leg. A. Lehmkuhl). – x1.

Fig. 5. *Taramelliceras hauffianum* (Oppel) [M] und *Amoeboceras bauhini* (Oppel) [m] auf einem Handstück. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Schutt aus Wohlgeschichteten Kalken, Grat bei Laufen/Eyach. SMNS 62719 (Coll. O. Fraas). – x1.

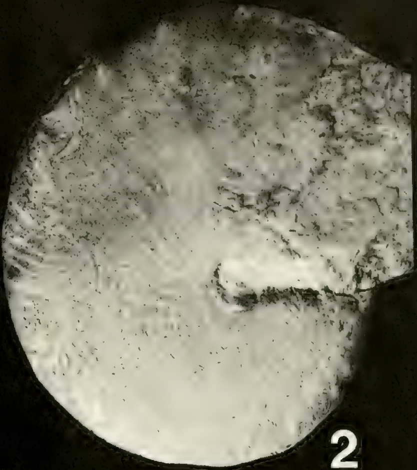
Fig. 6. *Lingulaticeras crassum* Ziegler [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg. SMNS 62877/1 (leg. G. Schweigert). – x1.

Fig. 7. *Taramelliceras broilii* (Wegele) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62749 (leg. A. Lehmkuhl). – a: Ventralansicht; b: Flankenansicht. – x1.

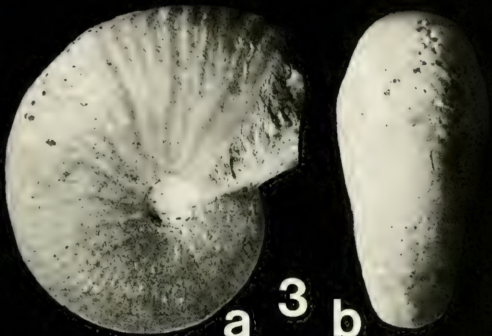
Fig. 8–9. *Taramelliceras broilii* (Wegele) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62750/1–2 (leg. G. Schweigert). – x1.



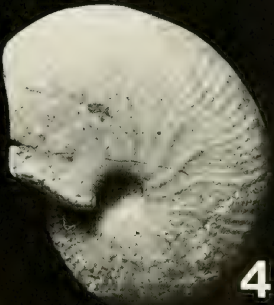
a 1 b



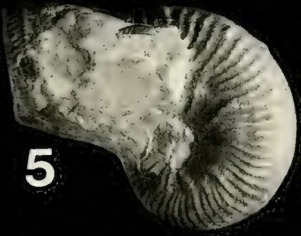
2



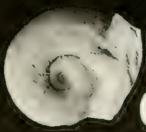
a 3 b



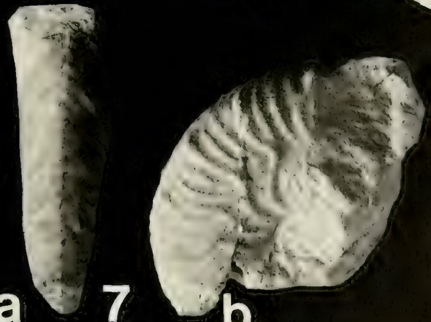
4



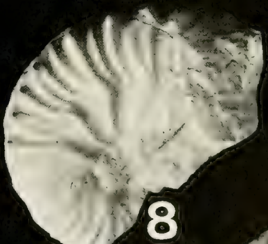
5



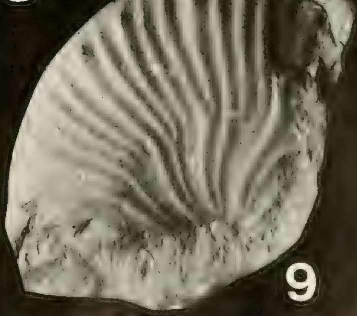
6



a 7 b



8



9

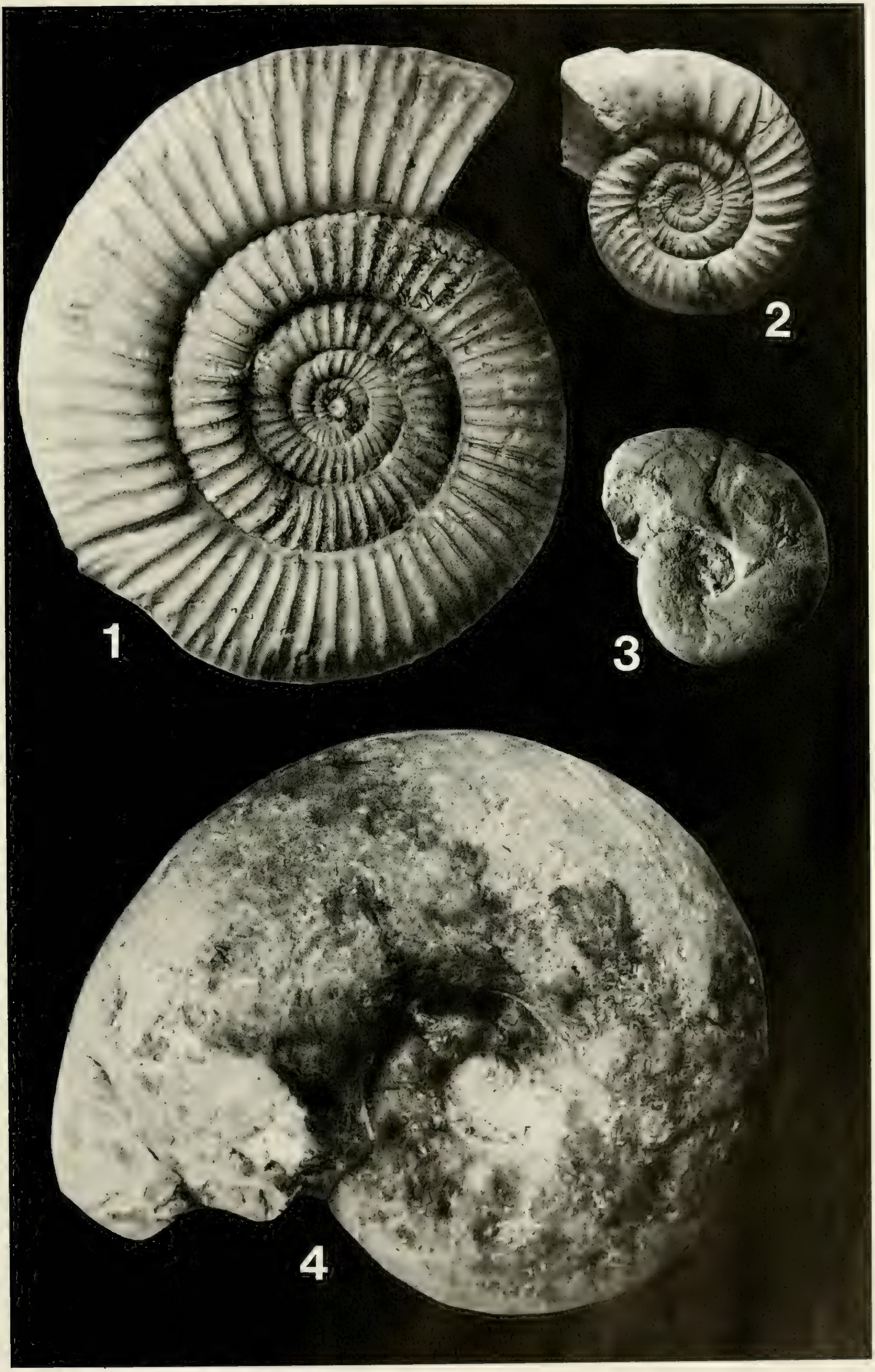
Tafel 4

Fig. 1. *Orthosphinctes tiziani* (Oppel) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Hundsrücken bei Streichen. Original zu Quenstedt 1887, Taf. 100, Fig. 2 (GPIT). – x1.

Fig. 2. *Orthosphinctes tiziani* (Oppel) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau. SMNS 62834 (Coll. Bracher). – x1.

Fig. 3. *Sowerbyceras tortisulcatum* (d'Orbigny) [m/M], Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde“. SMNS 62712 (Coll. Bracher). – x1.

Fig. 4. *Aspidoceras atavum* (Oppel) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg. SMNS 62880 (leg. A. Lehmkuhl). – x1.


1
2
3
4

Tafel 5

Fig. 1. *Orthosphinctes tiziani* (Oppel) [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62778 (leg. A. Lehmkuhl). – x1.

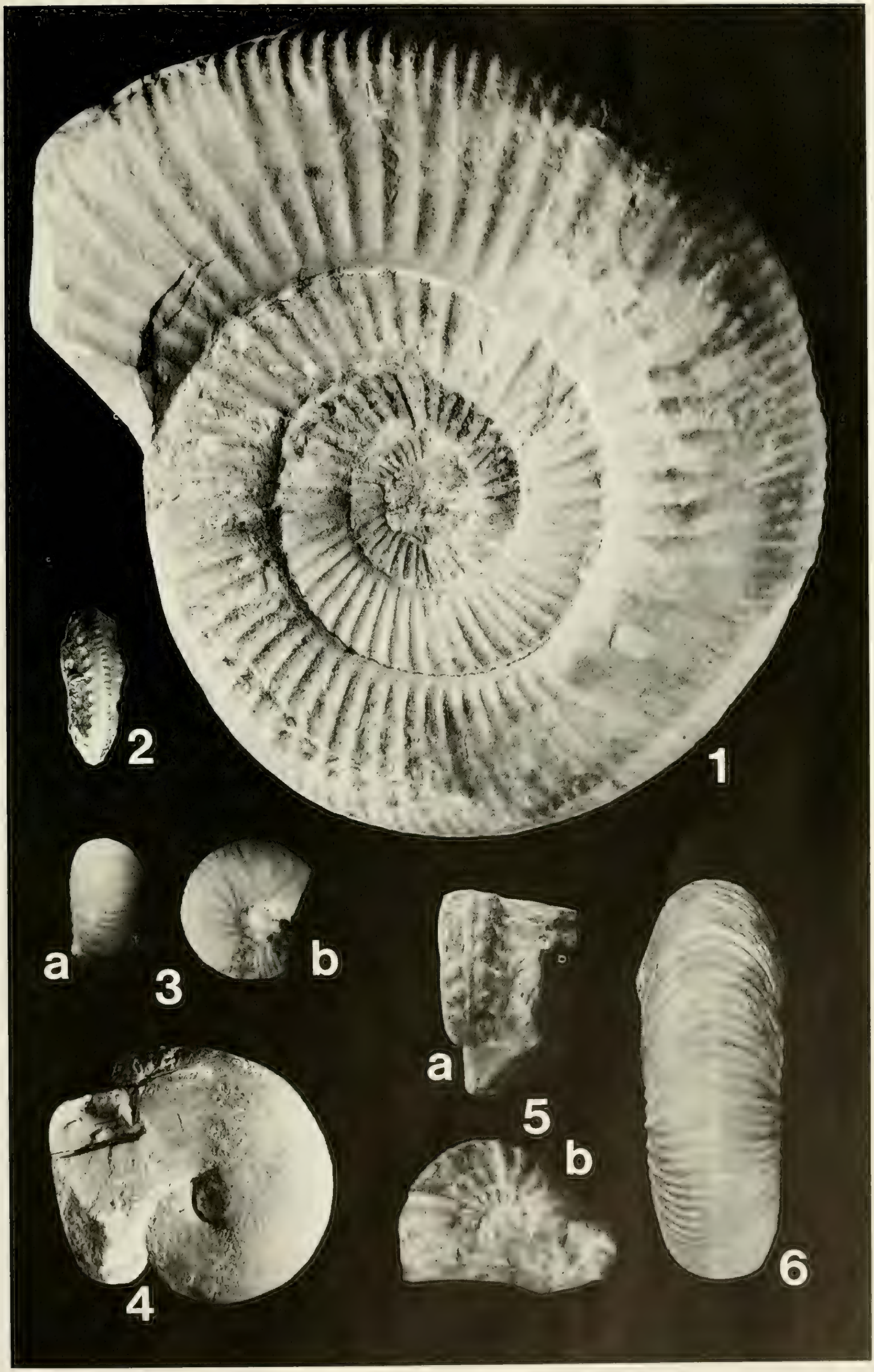
Fig. 2. *Amoeboceras schulginae* Mesezhnikov [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg. SMNS 62884 (leg. R. Straub). Ventralansicht. – x1.

Fig. 3. *Sutneria* n. sp. aff. *cyclodorsata* (Moesch) [m]. Vermutlich Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Fuß des „Konzenbergs“ NW Tuttlingen. SMNS 26143 (leg. E. Rebholz). a: Ventralansicht; b: Flankenansicht. – x1.

Fig. 4. *Haploceras* sp. [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62710 (leg. A. Lehmkuhl). – x1.

Fig. 5. *Amoebopeltoceras albertii* Schweigert [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg bei Balingen. SMNS 62885 (leg. M. Wisshak). a: Ventralansicht; b: Flankenansicht. – x2.

Fig. 6. *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp. [M], Holotypus. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg bei Balingen. SMNS 62881 (leg. H. Jantschke). Ventralansicht von Taf. 7, Fig. 9. – x1.


2
1
a
3
b
a
5
b
6
4

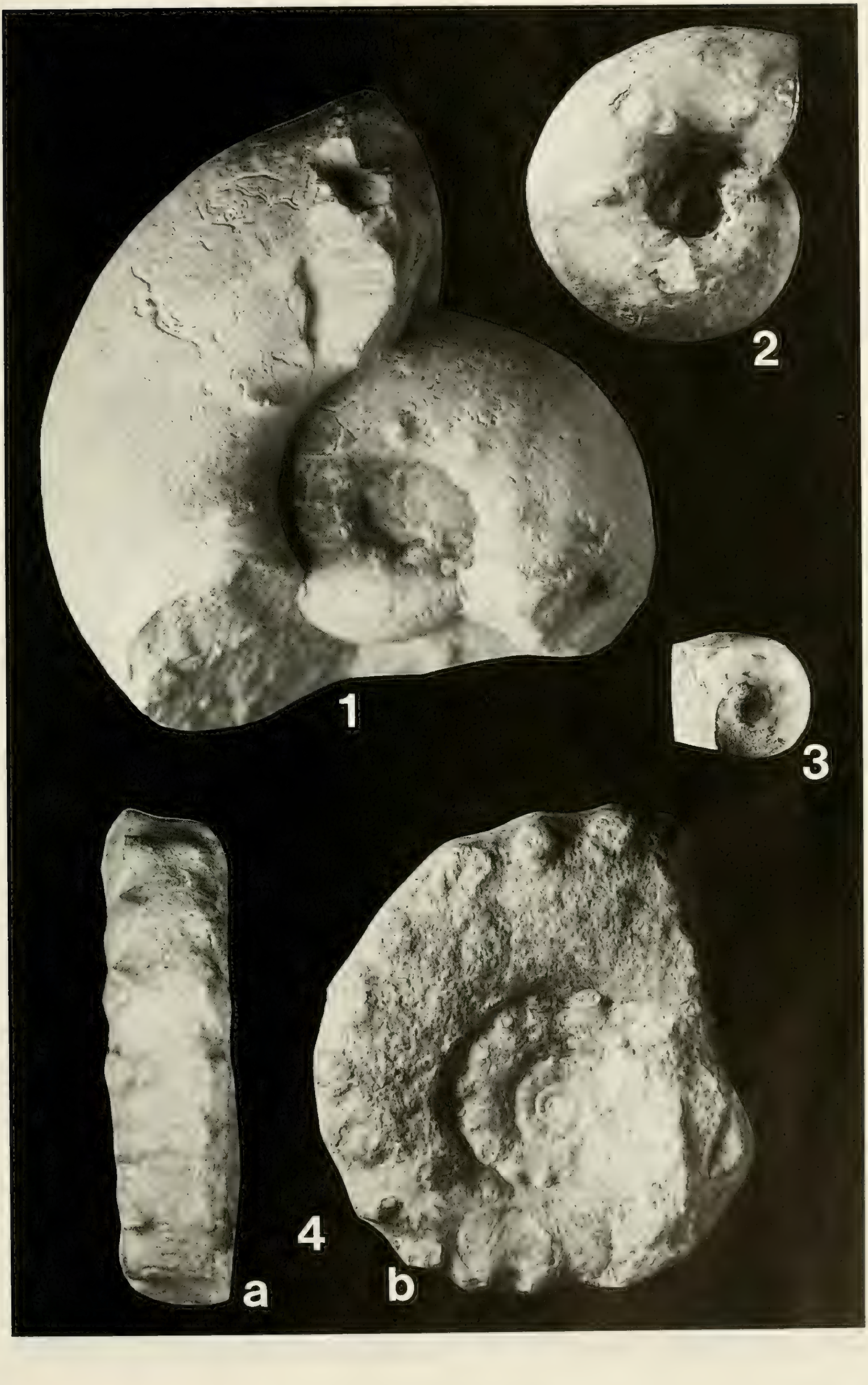
Tafel 6

Fig. 1. *Physodoceras wulfbachense* n. sp. [M], Holotypus. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62709 (leg. A. LEHMKUHL). – x1.

Fig. 2. *Aspidoceras atavum* (OPPEL) [M], Holotypus. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Hundsrücken bei Streichen. SMNS 62721 (Coll. O. FRAAS). – x1.

Fig. 3. *Aspidoceras atavum* (OPPEL) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62711 (Coll. E. REBHOLZ). – x1.

Fig. 4. *Epaspidoceras mamillanum* (QUENSTEDT) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde". SMNS 62751/1 (Coll. BRACHER). – a: Ventralansicht; b: Seitenansicht. – x1.


1
2
3
4
a
b

Tafel 7

Fig. 1. Innenwindung von *Pictonia densicostata* Salfeld in Buckman, Unter-Kimmeridgium, Baylei-Zone, *densicostatum* horizon, basaler Kimmeridge Clay, bed 9, South Ferriby, Lincolnshire. JHC. – x1.

Fig. 2–4. Innenwindung von *Prorasenia* sp., Unter-Kimmeridgium, Baylei-Zone, *densicostatum* horizon, basaler Kimmeridge Clay, bed 9, South Ferriby, Lincolnshire. JHC. – x1.

Fig. 5. *Vineta streichensis* (Oppel) [M]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Unterdigisheim. SMNS 62705 (Coll. F. Bemmerer). – x1.

Fig. 6–8. *Vineta streichensis* (Oppel) [M], Innenwindungen. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde“. SMNS 62792/1–3 (Coll. Bracher). – x1.

Fig. 9. *Vineta streichensis* (Oppel) [M], Innenwindung. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, Wulfbachquellhöhle. SMNS 62706 (leg. A. Lehmkuhl). – x1.

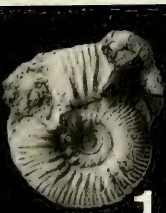
Fig. 10. *Prorasenia* cf. *hardyi* Spath [m]. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde“. SMNS 62703/1 (Coll. E. Rebholz). – x1.

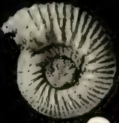
Fig. 11. *Vineta streichensis* (Oppel) [M], mittleres Skulpturstadium. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde“. SMNS 62792/2 (Coll. Bracher). – x1.

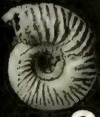
Fig. 12. *Pictonia praeperisphinctoides* n. sp., Holotypus. Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Plettenberg bei Balingen. SMNS 62881 (leg. H. Jantschke). – Seitenansicht von Taf. 5, Fig. 5. – x1.

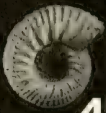
Fig. 13. *Pictonia perisphinctoides* (Wegele) [M]. Planula-Subzone, *planula*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Albstadt-Laufen. SMNS 62716a. – a: Ventralansicht, b: Seitenansicht. – x1.

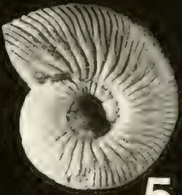
Fig. 14. *Pictonia perisphinctoides* (Wegele) [M]. Planula-Subzone, *planula*-Horizont, Wohlgeschichtete Kalke, Albstadt-Laufen. SMNS 62716b. – x1.

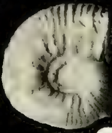

1

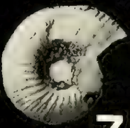

2

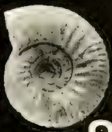

3

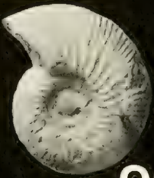

4

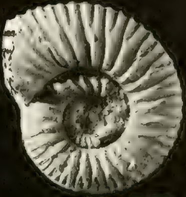

5

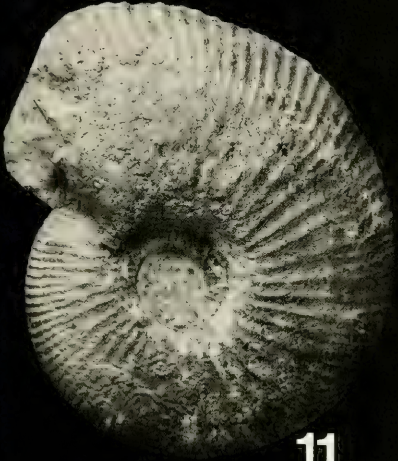

6

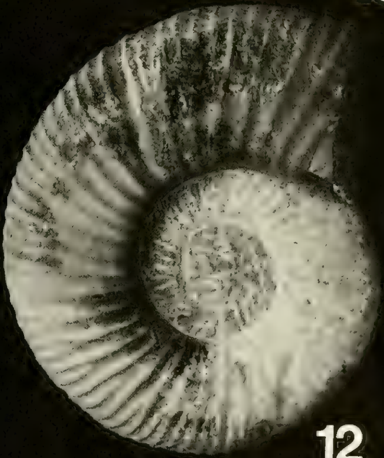

7

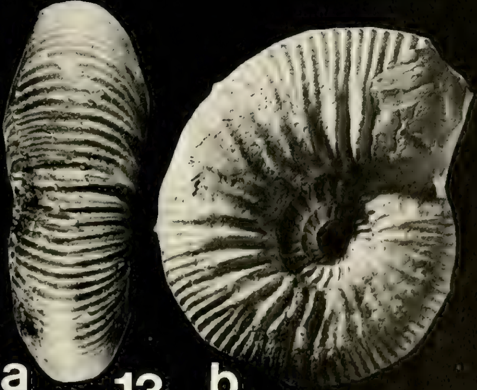

8


9

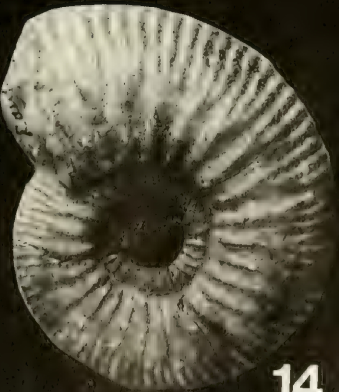

10


11


12



13


14

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 248	11 pp., 1 fig.	Stuttgart, 30. 9. 1997

Revision of *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. HUENE, 1931), a large ichthyosaur from the Lower Pliensbachian (Lower Jurassic) of Nürtingen, South Western Germany

By Michael W. Maisch, Tübingen, and Axel Hungerbühler, Bristol

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

With 1 figure

Summary

The holotype and only specimen of the large Lower Jurassic ichthyosaur *Leptopterygius nuertingensis* v. HUENE, 1931 is redescribed in order to clarify the taxonomic status of this species and its affinities to other known ichthyosaur taxa. It was considered a nomen dubium by MC GOWAN (1979) but the validity of the taxon is confirmed by the morphology of the palate, maxilla and dentition. It shows close affinities to the genus *Temnodontosaurus* LYDEKKER, 1889 from the Lower Jurassic of Europe. It is, however, clearly different from any hitherto described species of that genus and it is thus referred to the genus as a fourth valid species, *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. HUENE, 1931) comb. nov.

Zusammenfassung

Der Holotypus von *Leptopterygius nuertingensis* v. HUENE, 1931, das einzige bekannte Exemplar dieser Art, wurde neu untersucht, um den taxonomischen Status der Art und ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen bekannten Ichthyosauriertaxa zu klären. Die Art, die von MC GOWAN (1979) als nomen dubium aufgefaßt wurde, ist zweifellos valid, was sich an Merkmalen von Gaumen, Maxillare und Bezahnung ablesen läßt. Sie weist die größte Ähnlichkeit zur Gattung *Temnodontosaurus* LYDEKKER, 1889 aus dem Unterjura von Europa auf. Sie ist indessen deutlich verschieden von allen bisher beschriebenen validen Arten dieser Gattung und wird der Gattung daher als vierte valide Art, *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. HUENE, 1931) comb. nov., zugeordnet.

1. Introduction

In the marine Lower Jurassic strata of Europe ichthyosaurs are a diverse and numerous group of tetrapods (OWEN 1881; FRAAS 1891; v. HUENE 1922, 1931 a; MC GOWAN 1974 a, 1974 b, 1979). They are known mainly from many finds of articulated skeletons in the pre-Hettangian to Sinemurian strata of Great Britain (OWEN

1881; v. Huene 1922; Mc Gowan 1974 a, 1974 b) and the Toarcian of both Great Britain and Germany (Fraas 1891; v. Huene 1922, 1931 a; Mc Gowan 1974 a, 1979; Benton & Taylor 1984). A large gap in the fossil record of European Lower Jurassic ichthyosaurs does, however, exist in the Middle Lias (Pliensbachian). Although there are several specimens, especially from southern Germany (Quenstedt 1865–66; Fraas 1891, 1892; v. Huene 1922, 1931 b), most of these consist of isolated cranial or postcranial fragments which do not show any diagnostic features. The reason for the rarity of well preserved articulated remains of ichthyosaurs in the Middle Lias of southern Germany lies mainly in the low fossilization potential of the sediments deposited throughout this time interval, at least concerning articulated vertebrate remains. Another reason is the scarcity of outcrops in these strata, which are not of much economic interest and are almost never naturally exposed on a larger scale.

The holotype of *Leptopterygius nuertingensis* v. Huene, 1931 is a very important specimen that represents the only reasonably well preserved ichthyosaur from the Pliensbachian of Germany. Thus it serves to close the chronological gap between the rich ichthyosaur faunas of the Lower and Upper Lias. Since v. Huene's original description, a detailed restudy of the specimen has never been done. Because the species was prematurely discarded by Mc Gowan (1979), the first step towards a better understanding of this animal is to address the question of its taxonomic status and systematic affinities. The purpose of this paper is to clarify these problems as far as possible and to provide a short rediscription of the cranial osteology.

2. Material

The material investigated for this study includes the following specimens:

SMNS 13488	Holotype of *"Leptopterygius" nuertingensis* v. Huene, 1931
SMNS 15390	Holotype of *"Leptopterygius" disinteger* v. Huene, 1926
SMNS 13128	Three dimensional skull of *Temnodontosaurus burgundiae* (Gaudry, 1892)
SMNS 4966	Skull of *Temnodontosaurus burgundiae* (Gaudry, 1892)
SMNS 15960	Complete skeleton of *Temnodontosaurus burgundiae* (Gaudry, 1892)
SMNS 18648	Complete three dimensional skull of *Eurhinosaurus longirostris* (Mantell, 1851)
GPIT 171/12/2	Complete skull of *Temnodontosaurus burgundiae* (Gaudry, 1892)
GPIT 1576	Three dimensional skull of *Stenopterygius longifrons* (Owen, 1881)
GPIT 1796/1	Three dimensional skull of *Ichthyosaurus communis* (Conybeare, 1822)
GPIT 328/4/5	Almost complete skeleton of *"Ichthyosaurus" integer* (Bronn, 1844)
WRZD 433	Complete three dimensional skull of *Temnodontosaurus burgundiae* (Gaudry, 1892)
PB 1 (manuscript number)	Holotype of *"Ichthyosaurus" trigonodon* (v. Theodori, 1843)

Institutional abbreviations:

WRZD	Museum im Werksforum der Rohrbach Zement AG Dotternhausen
GPIT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen
PB	Petrefaktensammlung Kloster Banz
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

3. Previous work

The history of research on *Leptopterygius nuertingensis* begins – and practically ends – with the original description published by v. HUENE (1931 b). For the standards of the time, v. HUENE's osteological treatment of the specimen was very detailed and – as the re-investigation has shown – also very accurate. The specimen was mentioned in the literature at several later occasions (see list of synonyms). In 1939 KUHN referred an incomplete specimen from the Pliensbachian of Fallstein, Lower Saxony, to v. HUENE's taxon, but failed to present evidence for this assignment. KUHN's specimen is considered here generically and specifically indeterminable.

In 1979 MC GOWAN published a taxonomic revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs from southern Germany. He used an almost entirely phenetic methodology, treating qualitative aspects of morphology only in a more superficial manner. The main value of his contribution lies in the elimination of a large array of taxa based on inadequately preserved or fragmentary material. He regarded *Leptopterygius nuertingensis* as such a taxon and considered it a nomen dubium. This conclusion is, however, an artifact of the phenetic methodology MC GOWAN employed, as a qualitative re-assessment of osteological characters shows. The holotype is both excellently preserved and shows the majority of characters considered to be diagnostic on the generic and specific level in ichthyosaurs by earlier workers such as FRAAS, v. HUENE and OWEN. Whether *Leptopterygius nuertingensis* can be referred to any currently recognized ichthyosaur genus, represents a new genus or must remain incertae sedis are questions which have never been properly addressed by means of detailed anatomical comparison so far. The original description of v. HUENE is, however, adequate to recognize the specific validity of *Leptopterygius nuertingensis*. What remains to do here is to extend the description of certain morphological features largely already recognized by v. HUENE, and to point out their significance more clearly.

4. Description of *Leptopterygius nuertingensis*, SMNS 13488

The following description only refers to the characters considered to be taxonomically important.

Skull. – The premaxilla forms a long and robust rostrum of half-cylindrical shape, broken anteriorly. It bears two parallel rows of foramina and grooves instead of a single continuous fossa premaxillaris.

The maxilla is of unusual shape. It forms a distinctly serrated, vertical suture with the premaxilla, which it partially overlaps. It does not extend anteriorly from its highest point below the naris as far as it does in other temnodontosaurids, such as *Temnodontosaurus platyodon* and *T. burgundiae*. Quantification of this latter character is not possible, since the anterior tip of the snout is missing. The maxilla is comparatively much higher than in most other Liassic ichthyosaurs.

The maxilla is to a large degree overlapped by the anterior extremity of the jugal. On the right side of the skull the maxilla is excluded from the external narial margin by processes of the jugal, premaxilla and lacrimal and this must be considered the "true" state. It can be seen to reach into the narial margin on the left side of the skull (figured by v. HUENE 1931 b). However, the left jugal has been lost, so that the lacrimal and maxilla are in unnatural contact. HUENE's sketch of the skull in lateral view is obviously reconstructed and combines data from both sides of the skull.

The prefrontal reaches down to the ventral magin of the orbit by means of a smooth lamina of bone pressed onto the posterior surface of the lacrimal along the internal orbital margin. This lamella of the prefrontal is a usual feature observable in most Liassic ichthyosaurs, but it is usually not that long. The lacrimal shows a very distinct knob-like narial process that projects into the naris. The nasal also has a ventrolateral flange protruding into the dorsal narial margin, thus giving the naris a distinctly bilobed appearance. An internasal foramen, mentioned to be present in several other Liassic ichthyosaurs such as *Ichthyosaurus* (MC GOWAN 1973), *Stenopterygius longifrons* (GODEFROIT 1993 b, 1994) and *Temnodontosaurus platyodon* (MC GOWAN 1974 a, 1996 b) is not present in *Leptopterygius nuertingensis*. The nasals are, however, deeply depressed on their dorsal surface anterior to the orbit. In *L. nuertingensis*, the nasals are very thin at the bottom of that depression and partially broken. The same might be a general phenomenon in many ichthyosaur skulls apparently possessing an "internasal foramen".

The jugal is not as complete anymore as at the time v. HUENE saw the specimen. The posteriormost portion figured by v. HUENE (1931 b; fig. 1), which indicates the base of the ascending process and thus the posterior orbital margin, is not present anymore. The jugal is remarkably slender compared to *T. burgundiae*, approaching the condition seen in smaller specimens of *T. platyodon* (MC GOWAN 1994). Anteriorly it extends by means of a distinct process which entirely separates the lacrimal and maxilla – at least superficially – and establishes a point-contact with the subnarial process of the premaxilla at about mid-narial length.

The palatine is very slender in palatal view and does not contribute to the posterior margin of the choana but only forms the lateral border of that opening. It is not even distinctly notched where it enters the choanal margin. Instead, its entire medial margin is straight. The vomer is an unusually extensive element. It forms the anterior, medial and posterior borders of the choana, thus excluding the premaxilla from it. Both anterior and posterior to the choana it is strongly expanded. It, furthermore, sends back a very slender posterior process which appears to be not completely preserved, although it is improbable that more than 5 mm are missing. This process separates palatine and pterygoid for almost their entire preserved length. The choana itself is a rather slit-like opening much smaller than the large elliptical aperture in *Temnodontosaurus burgundiae* (v. HUENE 1931 b; pers. obs.). The parasphenoid, which is only represented by most of the processus cultriformis, is slender but robust and bears a distinct blunt ventral keel in its posteriormost preserved part. The palatal features are illustrated in figure 1.

Dentition. – The dentition was well described by v. HUENE (1931 b). It is completely preserved and shows no signs of reduction. The teeth are closely spaced and large absolutely, but small in relation to the length of the skull. They are distinctly curving posteriorly and laterally. The tips of the crowns are smooth. More basally, the crowns are sculptured by strong grooves and ridges running apicobasally. There are no carinae. The teeth are regularly intermeshing. The premaxillary and maxillary teeth are pointing posteroventrally, whereas the mandibular teeth are equally strongly directed anterodorsally. A comparable phenomenon is described by MC GOWAN (1994) in a juvenile specimen of *Temnodontosaurus platyodon*, where all the teeth are raked back. MC GOWAN explains this as a post mortem effect, arguing convincingly

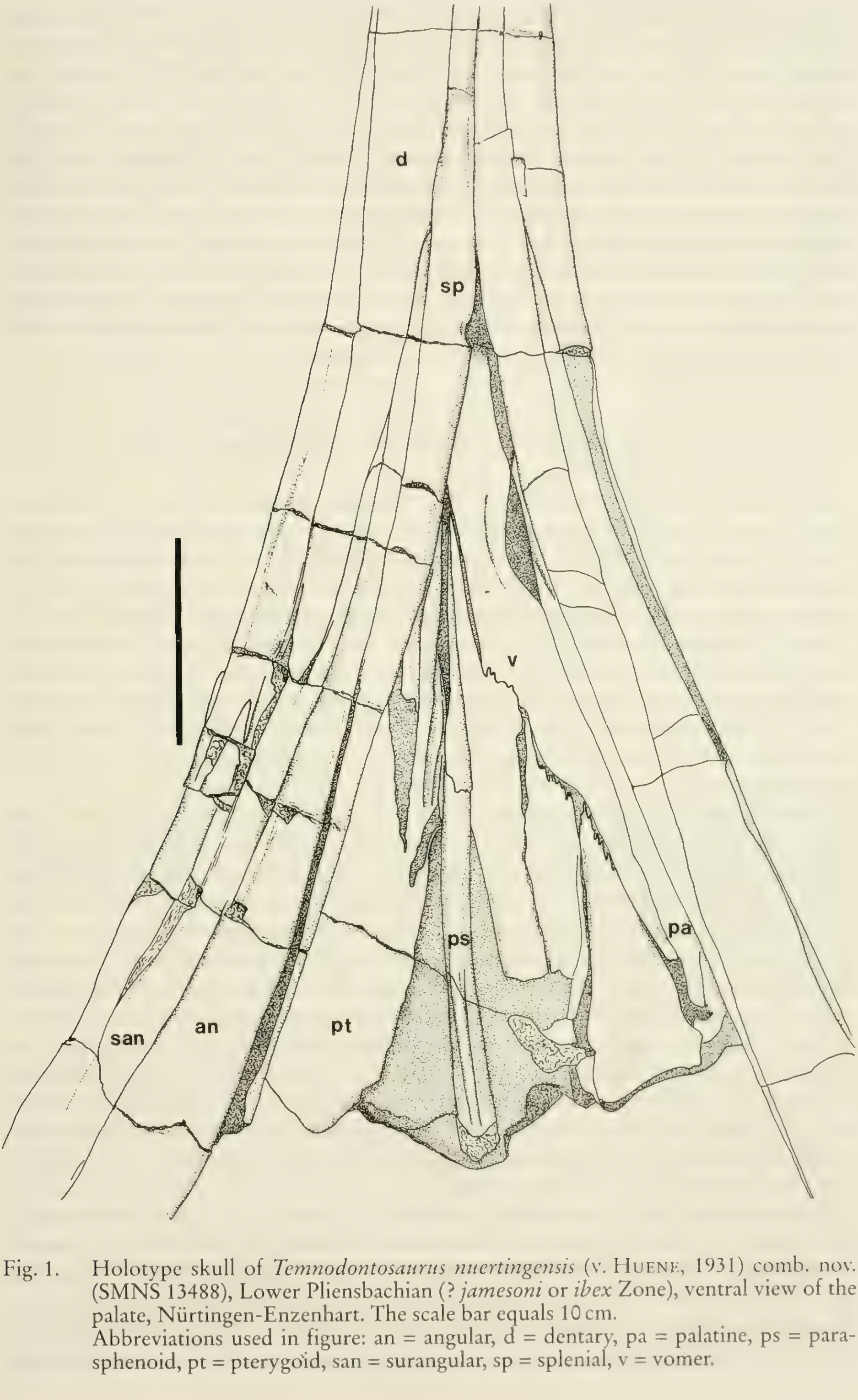


Fig. 1. Holotype skull of *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. HUENE, 1931) comb. nov. (SMNS 13488), Lower Pliensbachian (? *jamesoni* or *ibex* Zone), ventral view of the palate, Nürtingen-Enzenhart. The scale bar equals 10 cm.
Abbreviations used in figure: an = angular, d = dentary, pa = palatine, ps = parasphenoid, pt = pterygoïd, san = surangular, sp = splenial, v = vomer.

that the teeth would not fit together when the jaws are closed if truly arranged in such a way. The situation in *L. nuertingensis* is different, however, since despite their unusual arrangement, the teeth are closely fitting together and do not show any sign of displacement.

Lower jaw and postcranium. – The surangular is very short and does not reach beyond the anterior margin of the naris in lateral view. On the right side, it is clearly visible that the dentary reached back at least to mid-orbital level, overlapping the surangular with a long tongue-like posterior process, as evidenced by the distinct facet on the lateral surface of the surangular. There is no kink in the surangular-angular suture below the coronoid process. The coracoid, described by v. HUENE (1931 b), but now lost along with all the other postcranial elements, is interesting in that it does not show a posterior, but only a relatively wide anterior notch. In this feature the coracoids clearly approach *T. burgundiae*.

5. Affinities of *Leptopterygius nuertingensis*

Six genera of Liassic ichthyosaurs are currently recognized form Western Europe. These include *Ichthyosaurus* DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821; *Temnodontosaurus* LYDEKKER, 1889; *Stenopterygius* JAEKEL, 1904; *Eurhinosaurus* ABEL, 1909; *Excalibosaurus* MC GOWAN, 1986 and *Leptonectes* MC GOWAN, 1996 (introduced to replace the preoccupied *Leptopterygius* v. HUENE, 1922 by MC GOWAN (1996 b)). *Protoichthyosaurus* APPLEBY, 1979 is regarded here as a junior subjective synonym of *Ichthyosaurus*. Even if valid, it cannot be compared, since the skull has never been described in this taxon. Two species from the Lower and Upper Liassic of Great Britain, respectively, *"Leptopterygius" acutirostris* (OWEN, 1839) and *Leptonectes solei* (MC GOWAN, 1993) are too incompletely known to allow a detailed comparison.

Ichthyosaurus is so far exclusively Lower Liassic in Europe (it is also known from the Upper Triassic of Canada, MC GOWAN 1996 a). It differs from *Leptopterygius nuertingensis* by its generally much smaller size – the maximal skull length is about 70 cm – the shorter anterior extension of the much lower maxilla, the shorter lacrimal, the lack of a premaxilla-jugal contact, the lack of the processes of the nasal and lacrimal extending into the narial opening and the arrangement of the palatal bones. In *Ichthyosaurus* the premaxilla forms the anterior border of the choana and the vomer does not reach as far posteriorly. *Ichthyosaurus* shows some similarities in the dentition, which also consists of conical teeth with coarse ridges on the non-carinate crowns, as well as in the general shape of the skull with a relatively high orbital region clearly set off from the snout. Whereas the first feature is probably plesiomorphic, the latter must be considered derived. It should, however, be borne in mind that the skull shape is affected by ontogenetic changes, as shown by MC GOWAN (1994) in *Temnodontosaurus platyodon*.

Stenopterygius, as it is currently understood, shows the same differences to *L. nuertingensis* as *Ichthyosaurus*. Furthermore, it differs in the palatine not extending nearly as far posteriorly as in *Ichthyosaurus, Temnodontosaurus* and *L. nuertingensis* (OWEN 1881; GODEFROIT 1993 b; pers. obs.) due to the development of a processus postpalatinus of the pterygoid, in which respect *Stenopterygius* resembles the Triassic *Shastasaurus alexandrae* (MERRIAM 1902). *Stenopterygius* comprises several species which show much variation in the dentition, skull proportions and configurations of the skull roof bones (v. HUENE 1922, 1952; GODEFROIT 1993b, 1994).

Leptonectes, *Eurhinosaurus* and *Excalibosaurus* almost certainly form a natural group (MC GOWAN 1986) which is characterized – among other features – by the dentition consisting of very slender and elongate, small teeth without obvious surface sculpturing, the very gracile, low and slender snout, a very large orbit and a short postorbital region of the skull (which is not known in *L. nuertingensis* but according to the lower jaw was relatively much longer than in these species) and the tendency to develop an overbite of the upper jaw. This latter feature is only incipient in the Lower Liassic *Leptonectes*, but markedly developed in both the Lower Liassic *Excalibosaurus* and the Upper Liassic *Eurhinosaurus*. It is noteworthy, however, that the bilobed shape of the naris is also known to occur in *Eurhinosaurus longirostris* (MC GOWAN 1979). In all other features cited above the *Leptonectes*-group differs considerably from *L. nuertingensis*.

Two species from the Upper Liassic of Germany, "*Ichthyosaurus*" *integer* BRONN, 1844 and "*Leptopterygius*" *distinteger* v. HUENE, 1926, currently lack a valid generic designation. The best known specimens of both species were studied for comparison. Both are different in that the jugal is short, as is the maxilla, the entire snout is much shorter and there is no jugal-premaxillary contact. This, apart from the considerably smaller size, clearly distinguishes these taxa from *L. nuertingensis*.

The large size, the long and robust snout, the numerous and strongly sculptured teeth and the general skull shape are all features of *L. nuertingensis* which suggest affinities with *Temnodontosaurus* (MC GOWAN 1996 c). The contact between jugal and premaxilla is – amongst all adequately known ichthyosaurs – a feature which only occurs in *Temnodontosaurus burgundiae* and *Leptopterygius nuertingensis*. This most strongly suggests a close relationship between these two species.

At present, the genus *Temnodontosaurus* comprises three valid species (the status of "*Ichthyosaurus*" *trigonodon* (v. THEODORI, 1843) remains questionable at the moment, pending further investigation, but it is probably a valid senior synonym of *T. burgundiae*). *T. eurycephalus* MC GOWAN, 1974 is characterized by its very short and high snout and a dentition consisting of few but extremely short-crowned, heavily sculptured and carinate teeth (OWEN 1881; MC GOWAN 1974 a). It is thus clearly different from *L. nuertingensis. Temnodontosaurus platyodon*, the type species, resembles *L. nuertingensis* in the general shape and proportions of the skull and the arrangement of the individual skull bones. Differences lie in the shape of the maxilla, which is very low, the naris not being bilobed, the orbital region of the skull not being that clearly set off from the snout in adult specimens (but in juveniles, see MC GOWAN 1994), the teeth being carinate in adult specimens (but not necessarily in juveniles, see MC GOWAN 1994; HUNGERBÜHLER & SACHS 1997) and the jugal not contacting the premaxilla (OWEN 1881; GODEFROIT 1993 a). The palate is not adequately known in *T. platyodon*, even though GODEFROIT (1993 a) described some of the elements from incomplete material that does not allow a reliable reconstruction. *T. burgundiae* from the Upper Lias of France and Germany differs in the same respects as *T. platyodon*, except that a premaxillary-jugal contact, which is even more extensive in most individuals than in *L. nuertingensis*, is present in all adequately preserved specimens. The palatal structure, which was well described by v. HUENE (1931 b), is much different. The premaxillaries form the anterior and the palatines the posterior borders of the choanae and the vomer is much shorter posteriorly in

T. burgundiae. The rather robust parasphenoid rostrum bearing a strong ventral keel, which is not developed in any other Liassic ichthyosaur in which this feature is known, is however identical, as is the relationship of palatine and pterygoid.

It must be borne in mind that the high orbital region of the skull and the lack of carinae on the teeth are suggested to be juvenile features in both *T. platyodon* (Mc Gowan 1994; Hungerbühler & Sachs 1997) and *T. burgundiae* (pers. obs.). In the latter species, these features are still retained in specimens with an estimated skull length of about 1000 mm, such as WRZD 433, and it is thus not impossible that the holotype of *Leptopterygius nuertingensis* represents an immature specimen. If this hypothesis should be correct, a fully mature *L. nuertingensis* could be estimated to have a skull length of more than 2000 mm. It is also possible, that *L. nuertingensis* shows a trend towards paedomorphosis in these features. Without a larger sample these questions cannot be decided, but it is evident that the lack of carinae on the teeth does by no way hamper the inclusion of the species in the genus *Temnodontosaurus*. Consequently *Leptopterygius nuertingensis* v. Huene, 1931 is referred to the genus *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889.

6. Systematic Palaentology

Ichthyosauria de Blainville, 1835

Temnodontosauridae Mc Gowan, 1974 [1974 a]

Genus *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889

Type species: *Ichthyosaurus platyodon* Conybeare, 1822.

Temnodontosaurus nuertingensis (v. Huene, 1931) comb. nov.

1919 *Ichthyosaurus* n. sp. – E. Fraas, p. 63.
1922 *Leptopterygius* aff. *margaritatus* n. sp. – v. Huene: 21, pl. 14, fig. 1 a–b.
1926 *Ichthyosaurus bellicosus* n. sp. – E. Fraas, p. 54 (nomen nudum).
1930 *Leptopterygius nürtingensis* v. Huene, p. 108–109, fig. 2 (nomen nudum).
*1931 *Leptopterygius nürtingensis* n. sp. – v. Huene, p. 305–313, fig. 1–6. – [1931 b]
1934 *Leptopterygius nürtingensis* v. Huene, 1930. – Kuhn, p. 58.
1938 *Leptopterygius nürtingensis* v. Huene, 1931. – Berckhemer, p. 151, 156.
1939 *Leptopterygius nürtingensis* v. Huene, 1931. – Kuhn, p. 136–137.
1956 *Leptopterygius nürtingensis* v. Huene, 1931. – v. Huene, p. 133, fig. 174 d.
1968 *Leptopterygius nürtingensis* v. Huene, 1931. – Kuhn, p. 50, fig. 20. 4.
1979 *Leptopterygius nurtingensis* v. Huene, 1931. – Mc Gowan, p. 128.
1992 *Leptopterygius nurtingensis* v. Huene, 1931. – Godefroit, p. 167.
1997 *Leptopterygius nuertingensis* v. Huene, 1931. – Hungerbühler & Sachs, p. 35–36, fig. 7/4.

Holotype: SMNS 13488, incomplete three-dimensional skull and mandible in excellent state of preservation. Acquired by the Museum in 1914, donated by director Schott. The entire postcranial material from the same individual is lost.

Locus typicus: The former Schott Cement Quarry, Nürtingen-Enzenhart, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Lias gamma = Lower Pliensbachian. From the matrix attached to the specimen probably from the zone of *Uptonia jamesoni* or *Tragophylloceras ibex*.

Nomenclatorial note: The specimen was given the name *Ichthyosaurus bellicosus* by Eberhard Fraas (published posthumously in 1926). Fraas obviously intended to describe the new find, but his untimely death in 1915 did not allow him to do so. Unfortunately the bi-nomen *Ichthyosaurus bellicosus* must be considered a nomen nudum, since it was not connected with a description of the specimen, and it is therefore not available. The oldest available name is thus *Leptopterygius nürtingensis* v. HUENE, 1931. It was first published by v. HUENE in 1930, no adequate description being given and only a figure of some undiagnostic pathological thoracal ribs being provided. The first fully illustrated specific description was provided by v. HUENE in 1931 (1931 b). According to the ICZN (Art. 32 c) the specific name has to be emendated to *nuertingensis*, not *nurtingensis*, as MC GOWAN (1979) proposed erroneously (HUNGERBÜHLER & SACHS 1997).

Diagnosis (based on v. HUENE 1931 b and pers. obs.). – Possibly small species of the genus, estimated lower jaw length < 130 cm; long and robust rostrum which is clearly set off from the high-crowned orbital skull region; maxilla high, overlapping premaxilla and showing complexly serrated suture with the latter, relatively short anteriorly, not entering into border of external naris; probably no internasal foramen but deep depression along internasal suture anterior to orbit; prefrontal large, reaching ventral margin of orbit internally; lacrimal and nasal with distinct narial processes, naris thus of bilobed shape; jugal extending far anteriorly below naris by means of a slender process that establishes sutural contact with premaxilla; ventral exposure of palatine narrow, palatine only forming lateral margin of choana in ventral view; vomer very large, excluding premaxilla from choanal margin and extending far posteriorly, almost separating pterygoid and palatine; parasphenoid with slender but strong processus cultriformis bearing a distinct ventral keel posteriorly; teeth relatively small, with rounded cross section, no carinae, tip smooth, basal two thirds of crown bearing pronounced furrows and ridges; lower teeth pointing anteriorly, upper teeth pointing posteriorly in characteristic intermeshing manner; surangular very short in external view, not reaching beyond level of external naris; coracoid with distinct anterior but no posterior notch.

Acknowledgements

The senior author is very grateful to Dr. Rupert Wild (Stuttgart) for his friendly advise and encouragement during his stay at the SMNS and for the possibility to have access to all the material under Dr. Wild's care. He also wants to thank his co-workers at the Tübingen Vertebrate Palaeontology Research Group, particularly cand. geol. Andreas Matzke and cand. geol. Matthias Kröner for many interesting discussions and suggestions. Dr. Manfred Jäger and Fritz Lörcher (Dotternhausen) are heartily thanked for the possibility to study the gorgeous *Temnodontosaurus*-skull in the Rohrbach collection.

7. References

BENTON, M. J. & TAYLOR, M. A. (1984): Marine reptiles from the Upper Lias (Lower Toarcian, Lower Jurassic) of the Yorkshire Coast. – Proc. Yorkshire Geol. Soc., 44/4: 399–429; York.

BERCKHEMER, F. (1938): Das Gebiß von *Leptopterygius platyodon* Conyb. – Palaeobiologica, 6/2: 150–163; Wien.

BLAINVILLE, H. M. D. DE (1835): Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'érpetologie et d'amphibiologie. – Nouv. Ann. Mus. Hist. nat., 4: 236–296; Paris.

FRAAS, E. (1891): Die Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen. 81 pp.; Tübingen (Laupp).

– (1892): *Ichthyosaurus numismalis*. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, 48: 22–31; Stuttgart.

– (1919): Führer durch die Naturaliensammlung zu Stuttgart. 1. Die Geognostische Sammlung Württembergs. 4. Auflage. 94 pp.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1926): Führer durch die Naturaliensammlung zu Stuttgart. 1. Die Geognostische Sammlung Württembergs. 5. Auflage. 88 pp.; Stuttgart (Schweizerbart).

Godefroit, P. (1992): Présence de *Leptopterygius tenuirostris* (Reptilia, Ichthyosauria) dans le Lias moyen de Lorraine belge. – Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, Sci. Terre, **62**: 163–170; Bruxelles.

– (1993): Les grands ichthyosaures sinémuriens d'Arlon. – Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, Sci. Terre, **63**: 125–71; Bruxelles. – [1993 a].

– (1993): The skull of *Stenopterygius longifrons* (Owen, 1881). – Revue Paléobiol. Vol. spéc., **7**: 67–84; Genève. – [1993 b].

– (1994): Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) Belgo-Luxembourgeois. – Mém. Expl. Cartes Géol. Minières Belgique, **39**: 98 pp.; Bruxelles.

Huene, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. – Monogr. Geol. Paläont., **1**: VI + 114 pp.; Berlin (Borntraeger).

– (1926): Neue Ichthyosaurierfunde aus dem Schwäbischen Lias. – N. Jb. Min. Geol. Paläont. Beil.-Bd., B, **55**: 66–86; Stuttgart.

– (1930): Zwei Fälle von Nearthrose bei fossilen Ichthyosauriern. – Anatom. Anz., **70/5**: 108–109; Jena.

– (1931): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. – Abh. Senckenberg. naturf. Ges., **42/4**: 345–382; Frankfurt a. M. – [1931 a]

– (1931): Neue Ichthyosaurier aus Württemberg. – N. Jb. Min. Geol. Paläont. Beil.-Bd., B, **65**: 305–320; Stuttgart. – [1931 b]

– (1952): Kurzer Überblick über die Ichthyosaurier des Schwäbischen oberen Lias. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **107**: 51–59; Stuttgart.

– (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. – XII + 716 pp.; Jena (G. Fischer).

Hungerbühler, A. & Sachs, S. (1997): Ein großer Ichthyosaurier aus dem Pliensbachium von Bielefeld. – Neue Einblicke in die Ichthyosaurier des Mittleren Lias und das Gebiß von *Temnodontosaurus*. – Ber. naturwiss. Ver. Bielefeld u. Umgegend, **37**: 15–52; Bielefeld.

Kuhn, O. (1934): Ichthyosauria. – *In*: Quenstedt, W. (Hrsg.): Fossilium Catalogus, I: Animalia, pars **63**, 75 pp.; Berlin.

– (1939): Ein Ichthyosaurier aus dem oberen Lias gamma vom Fallstein im nördlichen Harzvorland. – Nov. Act. Leopoldina, N. F., **7**: 135–138; Halle.

– (1968): Die Deutschen Saurier. 107 pp.; Krailing (Oeben).

Lydekker, R. (1889): Palaeozoology, Vertebrata. – *In*: Nicholson, H. A. & Lydekker, R. (Hrsg.): A manual of palaeontology for the uses of students with a general introduction on the principles of palaeontology, 3rd edition, **2** (3): 889–1474; Edinburgh (W. Blackwood).

Merriam, J. C. (1902): Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada. – Univ. California Publ. Geol., **3/4**: 63–108; Berkeley.

Mc Gowan, C. (1973): The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., **24/1**: 1–109; London.

– (1974): A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with description of two new species (Reptilia, Ichthyosauria). – Life Sci. Contrib. Roy. Ontario Mus., **97**: 1–37; Toronto. – [1974 a]

– (19784): A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia, Ichthyosauria). – Life Sci. Contrib. Roy. Ontario Mus., **100**: 1–30; Toronto. – [1974 b]

– (1979): A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with description of two new species. – Palaeontographica, A, **166/4–6**: 93–135; Stuttgart.

– (1986): A putative ancestor for the swordfish-like ichthyosaur *Eurhinosaurus*. – Nature, **322**: 454–456; London.

– (1994): *Temnodontosaurus risor* is a juvenile of *T. platyodon* (Reptilia, Ichthyosauria). – J. Vert. Paleont., **14/4**: 472–479; Lawrence.

– (1996): A new and typically Jurassic ichthyosaur from the Upper Triassic of British Columbia. – Can. J. Earth Sci., **33**: 24–32; Ottawa. – [1996 a]

– (1996): The taxonomic status of *Leptopterygius* Huene, 1922 (Reptilia, Ichthyosauria). – Can. J. Earth Sci., **33**: 439–443; Ottawa. – [1996 b]

– (1996): Giant ichthyosaurs of the Early Jurassic. – Can. J. Earth Sci., **33**: 1011–1021; Ottawa. – [1996 c]

OWEN, R. (1881): A monograph of the fossil Reptilia of the Liassic formations. Part 3. Ichthyopterygia. – Monogr. Palaeontographical Soc., **35**: 83–132; London.

QUENSTEDT, F. A. (1865–66): Handbuch der Petrefaktenkunde. 2. Auflage. VIII + 982 pp.; Tübingen (Laupp).

Anschriften der Verfasser:

Michael W. Maisch, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Sigwartstr. 10, D-72076 Tübingen.
Axel Hungerbühler, Department of Geology, University of Bristol, Wills Memorial Building, Queen's Road, Bristol BS 8 1 RJ, England, UK.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 249	10 pp., 2 figs.	Stuttgart, 30. 9. 1997

Upper and Lower Cretaceous Biting Midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Hungarian and Austrian Amber and the Koonwarra Fossil Bed of Australia

By Art Borkent, Enderby

With 2 figures

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Abstract

Three new Cretaceous biting midge fossils are described and ~~named, one~~ from Lower Cretaceous Austrian amber (Hauterivian; 127–130 my), *Minyohelea casca* n.sp., and two from Upper Cretaceous Hungarian amber (80–90 my), *Leptoconops clava* n.sp. and *Adelohelea magyarica* n.sp. A fourth species, represented by a wing compression fossil from the Lower Cretaceous (115 ± 6 my – 118 ± 5 my) Koonwarra Fossil Bed in Australia, is redescribed and identified as a male member of *Leptoconops.* The phylogenetic position of these taxa confirms earlier reports that successively older fossils represent successively older cladistic lineages.

Zusammenfassung

Drei neue Arten fossiler Kriebelmücken aus der Kreidezeit werden beschrieben und benannt, eine aus österreichischem Bernstein der Unterkreide (Hauterive; 127–130 my), *Minyohelea casca* n.sp., und zwei aus ungarischem Bernstein (80–90 my), *Leptoconops clava* n.sp. und *Adelohelea magyarica* n.sp.

Eine vierte Art, vertreten durch einen Flügel aus dem unterketazischen (115±6 – 118±5 my) Koonwarra Fossil Bed in Australien, wird beschrieben und bestimmt als männliches Individuum aus der Gattung *Leptoconops.*

Die phylogenetische Position dieser Taxa, wie sie sich aus cladistischer Analyse ergibt, steht im Einklang mit ihrer stratigraphischen Altersrelation.

Introduction

The Ceratopogonidae have an outstanding fossil record in both the Tertiary and Cretaceous periods (Borkent, 1995, 1996; Szadziewski, 1996). Combined with an increasingly resolved cladogram of the extant lineages, the group provides wonderful insights into the diversification of a major group of insects. This paper reports on four further fossils; one is from Lower Cretaceous Austrian amber, two are from

Upper Cretaceous Hungarian amber and one is a wing compression fossil from the Lower Cretaceous of Australia. All belong to early lineages within the Ceratopogonidae.

Materials and Methods

The three amber specimens were treated, examined, measured and analyzed in the manner described by BORKENT (1995). The Austrian specimen was mounted on a microscope slide while the two Hungarian specimens are in plastic mountant between two coverslips. These amber specimens are housed in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Germany. The compression fossil from the Koonwarra Fossil Bed in Australia, housed in the Victoria Museum in Melbourne, Victoria, Australia, was studied under a Wild M3 dissecting microscope at up to 90 × magnification. Wetting the specimen briefly with alcohol increased the contrast and allowed for some further details to be seen.

Terms for structures follows those in BORKENT (1995). However, the changes of wing vein names proposed by SZADZIEWSKI (1996) are accepted.

Results

Minyohelea casca n. sp.

Figs. 1A–E

Holotype: male adult in amber on microscope slide, SMNS No. OB-38-X.

Type locality: Golling, Austria.

Type horizon: Lower Cretaceous.

Derivation of name: cascus (lat.) = very ancient. Refers to the age of the species, amongst the oldest of all known Ceratopogonidae.

Diagnosis. – Male: only member of the genus with flagellomere 13 longer than preceding flagellomeres and parameres (apparently) somewhat stout, not extending far beyond tergite 9 and curved apically. – Female: unknown.

Description. – Male adult. Most details not visible.

Antenna with moderately developed plume, 13 separate flagellomeres, flagellomere 13 more elongate than preceding flagellomeres (Fig. 1B).

Wing (Fig. 1A): Length = 0.43 mm, costal ratio = 0.38. Macrotrichia absent, microtrichia present. Alula not visible. Both radial cells apparently fused. Details of M, Cu not visible.

Legs: Femora, tibiae slender. Legs lacking armature (Figs 1D–E). Pair of thick setae on fore and midleg trochanter not visible. TR of midleg = 2.7, hindleg = 1.9, midleg/hindleg = 1.4. Midleg tibia apparently without apical spur (if present, very small). Hindleg first tarsomere without thick basal spine, with scattered setae (Fig. 1E). Claws simple, inner tooth not visible, equal. Without empodium.

Genitalia (Fig. 1C): Two posterolateral prongs (likely to be parameres), gradually narrowing near apex. Further details not visible.

Female adult. – Unknown.

Distribution and bionomics. – *Minyohelea casca* is known only from the type locality at Golling, Austria. The amber is considered to have originated from an

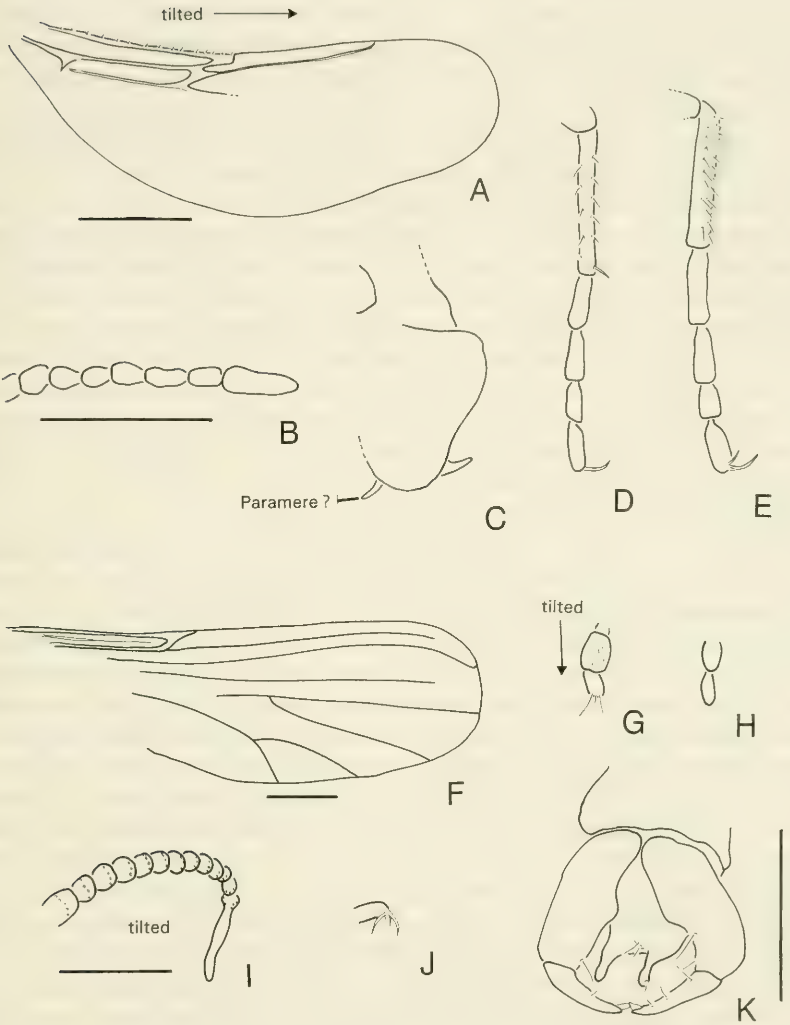


Fig. 1. A–E: Structures of male *Minyohelea casca.* A: wing. B: terminal flagellomeres. C: genitalia (same scale as B). D: midleg (same scale as B). E: hindleg (same scale as B).

F–K: Structures of male *Leptoconops clava.* F: wing. G: right palp (same scale as K). H: left palp (same scale as K). I: antenna. J: tarsal claws of hindleg (same scale as I). K: genitalia. Scale = 0.1 mm.

Araucariaceae, to be of Lower Cretaceous (Hauterivian) age, contemporaneous with Lebanese amber (Schlee, 1984; Vavra, 1984; Weller & Wert, 1984) and therefore 127–130 million years old (Obradovich, 1993). Bandel & Vavra (1981) described the infrared and mass spectroscopy and thin layer chromatography of Austrian amber.

The amber containing *M. casca* was different from any other with which I have worked (Mexican, Dominican Republic, Baltic, Canadian, New Jersey, Lebanese).

Unlike other Cretaceous ambers, this Austrian amber was not very fragile and therefore relatively easy to cut, was of a milky brown colour and had a somewhat "plastic" feel to it. When broken this amber produced small conchoidal fracture patterns as in other ambers. The matrix was filled with very small contaminants, partially obscuring the inclusions.

A Porricondylinae (moderate condition), a male Chironomidae (poor condition) and two unidentified leg fragments were also in the amber.

Taxonomic discussion. – The holotype of *M. casca* is in somewhat poor condition, being partially distorted in the amber and with much of the body opaque. Furthermore, fine particles in the amber made some details impossible to see clearly.

The details of the wing venation at the apex of the radial cells differs in *M. casca* and *M. schleei* SZADZIEWSKI, in that there was no evidence of a costal extension beyond the apex of the radial cells in *M. casca*. I have not used these as diagnostic features because of some uncertainty in the interpretation of this area in both species; the costa extension can be difficult to see in some fossils. Further resolution must await further material in better condition and position.

The species described here was the one referred to by SCHLEE (1984) as an unidentified member of the family.

Phylogenetic analysis. – SZADZIEWSKI (1996) placed a new species, *Minyohelea schleei*, from Lower Cretaceous Lebanese amber in the previously monotypic Upper Cretaceous Canadian amber genus *Minyohelea* BORKENT (type species *M. pumilis* BORKENT). His new species and *M. pumilis* shared the presence of only the terminal flagellomere elongate, a reduced wing venation and elongate male parameres (or what are apparently parameres). SZADZIEWSKI (1996) stated that the phylogenetic placement of *Minyohelea* by BORKENT (1995) as a member of the Ceratopogoninae was likely mistaken. Reexamination of the type material of *M. pumilis* indicates that he was correct in considering the genus misinterpreted. The relative tarsal ratios of the foreleg/hindleg is 1.5–1.7 (males, n=2) and the original report of the presence of a thick pair of setae on the midleg trochanter, a character state restricted to another group of Ceratopogonidae, could not be confirmed. The tarsal ratio character is likely a synapomorphy of the Austroconopinae and is further discussed in detail by BORKENT (in prep.). The report of the presence of palisade setae on the first tarsomere of the hindleg presents problems; the character state is more difficult to determine than was initially apparent. In some fossils stout setae may be present on the hind first tarsomere and especially in outline, appear to present a distinct row of palisade setae. The problem is discussed in more detail in BORKENT (in prep.).

SZADZIEWSKI (1996) placed *Minyohelea*, with *Lebanoconops* SZADZIEWSKI, as the sister group of *Austroconops* WIRTH & LEE. These conclusions are discussed further by BORKENT (in prep.) on the basis of a reanalysis of Lebanese amber ceratopogonids.

Leptoconops (Leptoconops) clava n. sp.

Figs. 1F-K

Holotype: male adult in amber, embedded in plastic, mounted between two microscope coverslips, SMNS No. UB-1-WK-1.

Type locality: Ajka, Hungary.

Type horizon: Upper Cretaceous.

Derivation of name: clava (lat.) = club. Refers to the distinctive shape of the gonostylus.

Diagnosis. – Male: only Cretaceous species of *Leptoconops* SKUSE with apicolateral processes thick and slightly enlarged apically and gonostylus tapering gradually from base to apex (lacking subapical projections). – Female: unknown.

Description. – Male adult.

Head: Eyes bare. Ommatidia broadly separated dorsomedially, vertex without single dorsomedial seta. Antenna with well developed plume, 13 separate flagellomeres, antennal ratio not measurable, flagellomere 10/11 not measurable, flagellomere 13 more elongate than preceding flagellomeres (Fig. 1I). Mouthparts very short, mouthpart length/length of fifth tarsomere of fore leg not measurable. Palp (Figs. 1G–H) with four segments, third segment somewhat ovoid, with capitate sensilla arranged on surface (Fig. 1G), palp segment 3/4 = 1.17.

Thorax: Anterior pronotal apodemes not visible. Scutum pruinose, with a few scattered elongate setae, humeral pit present. Anapleural suture not visible. Katepisternum setae not visible.

Wing (Fig. 1F): Length = 0.65 mm, costal ratio = 0.35. Without macrotrichia, with fine microtrichia on all membrane. Alula not visible. Radial cells compacted anteriorly, not distinguishable. Base of M poorly defined.

Legs: Femora, tibiae slender. Legs lacking armature. Setae on fore and midleg trochanter not visible. Midleg tibia with apical spur. Hindleg first tarsomere without thick basal spine, without palisade setae. Claws with slender basal tooth (Fig. 1J). Empodium not visible.

Genitalia (Fig. 1K): Apicolateral processes broadly separated, each elongate, thick, expanded apically, with apical seta. Gonocoxite moderately elongate. Gonostylus thick basally, tapering to toothed apical spine, lacking thick seta on outer face. Paramere, aedeagus not visible.

Female adult. – Unknown.

Distribution and bionomics. – *Leptoconops clava* is known from Upper Cretaceous amber collected at Ajka, Hungary. The amber is found in a coal seam deposited in a mesohaline environment (HASS, 1995) and is considered to be 80-90 million years old (SCHLEE, 1990:27). BANDEL & RIEDEL (1994) reported a mixture of brackish and freshwater gastropods from the same deposit. Immatures of extant species of *Leptoconops* are commonly associated with haline or alkaline substrates and the presence of *L. clava* in an apparently similar habitat is consistent for the group.

Females of extant species of the genus *Leptoconops* suck blood from a variety of vertebrates (BORKENT, 1995) and it is likely that the female of this fossil species did the same.

Taxonomic discussion. – The holotype was in excellent condition in a clear piece of amber. Only a fracture plane obscured parts of the legs and a gas bubble was present at the base of the abdomen.

The male genitalia, lack of heavy spines on the legs and shape of the claws is consistent with a placement of this species in the subgenus *Leptoconops*, as are all other fossil *Leptoconops*.

Adelohelea magyarica n. sp.

Figs. 2A-F

Holotype: male adult in amber, embedded in plastic, mounted between two microscope coverslips, SMNS No. UB-1-WK-2.

Type locality: Ajka, Hungary.

Type horizon: Upper Cretaceous.

Derivation of name: magyarica derived from Magyar, the predominant ethnic group in Hungary. Refers to the type locality in Hungary.

Diagnosis. – Male: only Cretaceous species of *Adelohelea* BORKENT with a gonostylus tapering from an enlarged base to a slender apex; also only species with 13 separate flagellomeres. Female: unknown.

Description. – Male adult.

Head: Eyes bare. Ommatidia narrowly separated dorsomedially, with single dorsomedial seta not visible. Antenna with 13 separate flagellomeres, antennal ratio = 0.82, flagellomere 10/11 = 0.42, flagellomeres 11-13 more elongate than preceding flagellomeres (Figs 2C,D), first flagellomere sensilla coeloconica not visible. Mouthparts moderately long, mouthpart length/length of fifth tarsomere of fore leg not measurable. Palp not clearly visible.

Thorax: Anterior pronotal apodemes not visible. Scutum pruinose, with scattered elongate setae, humeral pit not visible. Anapleural suture not visible. Katepisternum setae not visible.

Wing (Fig. 2A): Length = 0.45 mm, costal ratio = 0.48. Macrotrichia absent, with fine microtrichia present on all membrane. Alula macrotrichia not clearly visible but apparently absent. Radial cells separate but cell r_1 difficult to discern. M_2 apparently originating from near base of wing.

Legs: Femora, tibiae slender. Legs lacking armature (Fig. 2E,F). TR foreleg = 1.5, hindleg = 1.9, foreleg/hindleg = 0.8. Pair of thick setae on fore and midleg trochanter not visible. Midleg tibia apical spur not visible. Hindleg first tarsomere without thick basal spine, without palisade setae (Fig. 2F). Claws simple. Empodium not visible.

Genitalia (Fig. 2B): Apicolateral process elongate, slender, apical seta not visible. Gonocoxite of moderate length. Gonostylus thick basally, elongate apically. Paramere, aedeagus not visible.

Female adult. – Unknown.

Distribution. – *Adelohelea magyarica* is known only from the holotype in 80-90 million year old Upper Cretaceous amber collected at Ajka, Hungary. Further discussion about the amber is given under *Leptoconops clava* above.

Taxonomic discussion. – This species is tentatively placed in *Adelohelea,* primary on the basis of the similarity in size, wing venation, and the relative lengths of antennal flagellomeres. However, *A. magyarica* lacks the partially fused flagellomeres present in the only other known species, *A. glabra.* This inclusion in the genus necessitates a modification to the generic diagnosis for the male adult as follows: the only genus of Cretaceous Ceratopogonidae with ommatidia narrowly separated dorsomedially, with a wing costal ratio equal to or less than 0.6, without macrotrichiae on the wing membrane, with two well developed radial cells, and the first tarsomere of the hindleg without palisade setae. This diagnosis does not separate *Adelohelea* from some extant *Culicoides* (although most have macrotrichia on the wing). The generic key in BORKENT (1995) will successfully identify *A. magyarica* to genus.

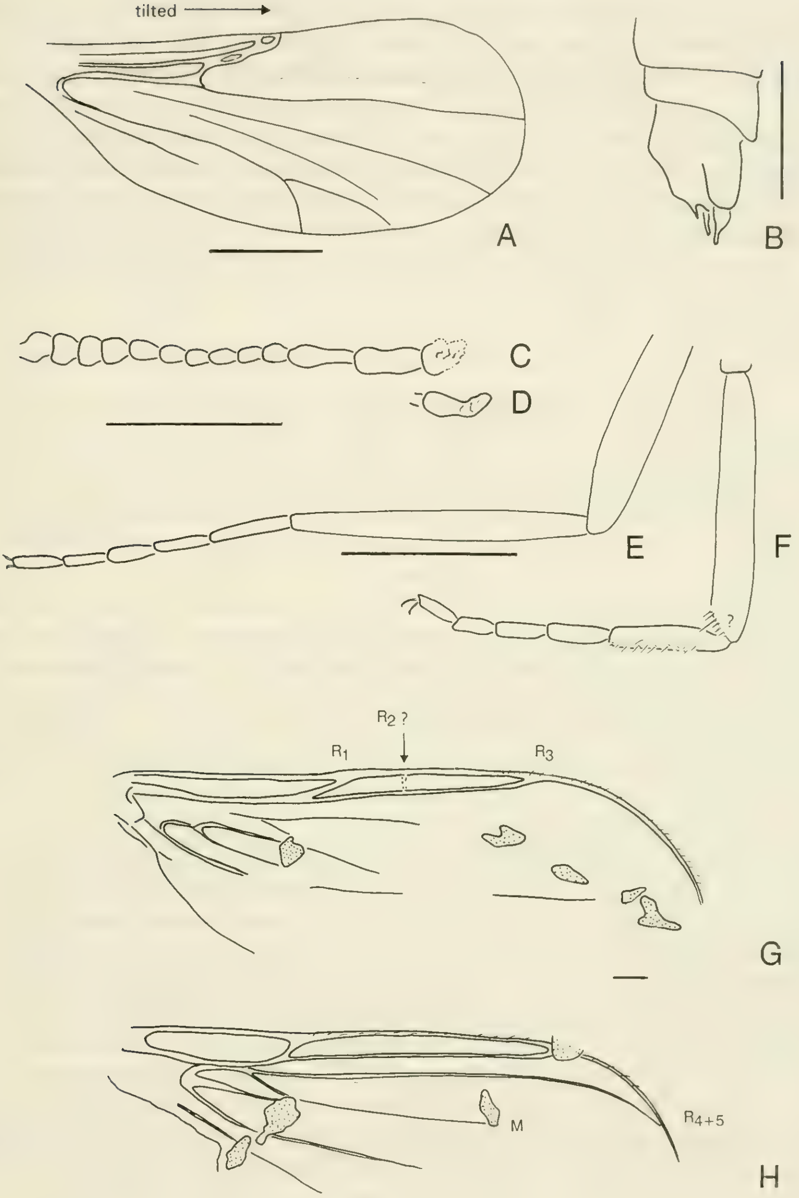


Fig. 2. A–F: Structures of male *Adelohelea magyarica.* A: wing. B: genitalia. C: left antenna. D: flagellomere 13 of right antenna. E: foreleg. F: hindleg.

G–H: wing of *Leptoconops* from Koonwarra Fossil Bed. G: first face. H: second face (image reversed to allow better comparison with Fig. 2G). Scale = 0.1 mm.

Wing vein M_2 appears to originate near the base of the wing in *A. magyarica*, which differs from the type species *A. glabra*. Considering that only one wing was visible, I prefer to await for further material before interpreting this difference as significant.

The phylogenetic position of *Adelohelea* was discussed by BORKENT (1995). The new species described here sheds no further cladistic light on the closest relatives of the genus. Nor can any synapomorphies be proposed to indicate that the two included species form a monophyletic group.

The holotype was partially obscured by fine gas bubbles in the otherwise clear amber; in addition there was a small fracture plane just ventral of the head capsule, making the mouthparts difficult to see.

Fossil from the Koonwarra Fossil Bed in Australia

Figs. 2G–H

The compression fossil is known only as a single wing from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed, South Gippsland, Victoria, Australia, and is late Aptian in age (115 ± 6 my – 118 ± 5 my) (DRINNAN & CHAMBERS, 1986). It was briefly described with an accompanying photograph by JELL & DUNCAN (1986:179) and recognized as "Simuliid? indet. 2". Subsequently, SZADZIEWSKI (1990) considered the specimen to be a member of *Austroconops* but without any supporting evidence.

Reexamination of the specimen indicated that the wing, although in rather poor condition, had at least some veins clearly present (Figs. 2G–H). Veins R_1 and R_3 were definitely visible, R_2 was questionably present on one face of the fossil (Fig. 2G) and R_{4+5} was present but faint on one face (Fig. 2H). The base of M and Cu were also present, originating from near the base of the wing but their apices were not evident. Total length of the wing was 1.62 mm.

The visible wing venation is very similar to that of male *Leptoconops* (as seen with phase contrast) with the exception that the apex of R_3 does not clearly reach the wing margin and the costa does not appear as clearly defined in extant and other fossil members of the genus (compare with Fig. 1F). Extant male *Leptoconops* have a poorly defined costa beyond R_1 but the presence of some pigmentation and of thick setae to nearly the wing tip in some species indicates its presence. The origin of R_{4+5} and M from near the base of the wing is typical of the genus and is otherwise unknown within the family (probably synapomorphic). The presence of these features in the fossil wing suggest that it is likely a male *Leptoconops* but I refrain from naming the specimen, considering its poor condition. The better developed R_3 in the fossil may provide evidence that this species represents the sister group of *Leptoconops.* Further material will be required to test that possibility.

With a wing length of 1.62 mm, this compression fossil has the largest wing of known Lower Cretaceous Ceratopogonidae. Otherwise the largest wing is amongst Lebanese amber material in which maximum length for males is 0.91 mm and for females, 1.01 mm (BORKENT, in prep.).

Material examined. – Single wing, compression fossil, labelled "Diptera wing, Jell, 1985, MEM.AAP.3", "Museum of Victoria – Natural History, Reg. No. P103203, ? Simuliid indet. 2, Formation Korumburra Gp., Age Early Cretaceous, Locality PL425 nr Koonwarra on 5th. Gippsland H'way Vic., Jell & Duncan 1986 Mem AAP3, fig. 49F, Origin P. Duncan Colln.".

Conclusions

Borkent (1995, 1996) pointed out that successively older fossil Ceratopogonidae represent successively older phylogenetic lineages. This report of Upper Cretaceous *Leptoconops* and *Adelohelea* from Hungarian amber, of *Minyohelea* from Lower Cretaceous Austrian amber and of *Leptoconops* from Lower Cretaceous beds in Australia confirms this pattern: there is an excellent correlation between the age of fossil species and their phylogenetic position as interpreted through cladistic analysis.

Acknowledgments

My wife Annette supported this work through her finances and love and I thank her for her generosity.

Dr. Dieter Schlee kindly arranged for the loan of these specimens and I appreciate his support of this study. Dr. Norbert Vavra graciously provide advice and references regarding the amber containing the species described here. I express my sincere appreciation to Dr. D.J. Holloway for the loan of the compression fossil from the Koonwarra Fossil Bed.

I express my thanks to Drs. Bill (William) L. Grogan and Ryszard Szadziewski for critical reviews of this paper.

References

Bandel, K. & Riedel, F. (1994): The Late Cretaceous gastropod fauna from Ajka (Bakony Mountains, Hungary): a revision. – Jahrbuch d. Geol. Bundesanstalt Wien; Wien.

Bandel, K. & Vavra, N. (1981): Ein fossiles Harz aus der Unterkreide Jordaniens. – Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie, Monatshefte, **1981**/1: 19–33; Stuttgart.

Borkent, A. (1995): Biting Midges in the Cretaceous Amber of North America (Diptera: Ceratopogonidae). 237 pp.; Leiden (Backhuys).

– (1996): Biting midges from Upper Cretaceous New Jersey Amber (Diptera: Ceratopogonidae). – American Museum Novitates, **3159**: 1–29; New York.

Drinnan, A.N. & Chambers, T.C. (1986): Flora of the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. – Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists, **3**: 1–77.

Hass, J. (1995): Stop No. 5: Ajka, Csinger valley. – *In*: G.B. Argyelan & A. Fogarsi (eds.): Upper Cretaceous and Paleogene of the Transdanubian Central Range. Cretaceous and Paleogene Paleogeography and Geodynamics of the Alpine-Carpathian-Pannonian Region. Field Guide, pp. 44–45; Budapest (Hungarian Geological Institute).

Jell, P.A. & Duncan, P.M. (1986): Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. – Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists, **3**: 111–205.

Obradovich, J.D. (1993): A Cretaceous time scale. – *In*: W.G.E. Caldwell & E.G Kauffman (eds.): Evolution of the Western Interior Basin. – Geological Association of Canada, Special Paper **39**: 379–396.

Schlee, D. (1984): Notizen über einige Bernsteine und Kopale aus aller Welt. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, C, **18**: 29–62; Stuttgart.

– (1990): Das Bernstein-Kabinett. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, C, **28**: 1–100; Stuttgart.

Szadziewski, R. (1990): The oldest fossil biting midges (Ceratopogonidae). – Second International Congress of Dipterology, Bratislava, Czechoslovakia. Abstract Volume, p. 231; Bratislava.

– (1996): Biting midges from Lower Cretaceous amber of Lebanon and Upper Cretaceous Siberian amber of Taimyr (Diptera, Ceratopogonidae). – Studia Dipterologica, **3**: 23–86; Halle.

Vavra, N. (1984): „Reich an armen Fundstellen": Übersicht über die fossilen Harze Österreichs. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, C, **18**: 9–14; Stuttgart.

WELLER, M. & WERT, C.A. (1984): Neue physikalische Untersuchungen zur Struktur der Moleküle im Bernstein. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, C, **18**: 85–100; Stuttgart.

Address of the author:
Dr. A. Borkent, Research Associate, Royal British Columbia Museum and the American Museum of Natural History, 1171 Mallory Road, R1-S20-C43, Enderby, British Columbia, V0E 1V0, Canada.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

s937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 250	44 pp., 13 figs., 5 tabs.	Stuttgart, 31. 10. 1997

The anthracotheriid genus *Bothriogenys* (Mammalia, Artiodactyla) in Africa and Asia during the Paleogene: phylogenetical and paleobiogeographical relationships

By Stéphane Ducrocq, Montpellier

With 13 figures and 5 tables

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Abstract

The revision of the dental material referred to the Anthracotheriida~~e *Bothrio*~~*genys* from the Fayum in Egypt led to consider only four distinct species of the five described at the turn of this century, and to bring up to date the diagnoses for the different species. The type specimen of *Bothriogenys parvus* belongs to a new and distinct genus, *Qatraniodon*, whose affinities are proposed. A phylogenetical study has been undertaken and the different cladograms obtained are discussed.

Comparisons of the African taxa with a southeast Asian species of *Bothriogenys* suggest phylogenetical and paleobiogeographical relations between the mammals of both landmasses. Cenograms constructed for the Fayum mammalian community most probably reflect a closed and tropical environment, and contribute to the question of the age of the Jebel Qatrani Formation.

Résumé

Une révision du matériel dentaire attribué à l'anthracothère *Bothriogenys* de la Formation Jebel Qatrani du Fayum a permis de ne conserver que quatre espèces distinctes parmi les cinq décrites par SCHMIDT (1913) pour ce genre et à mettre au point les diagnoses des différentes espèces. L'holotype de *Botriogenys parvus* appartient à un nouveau genre distinct, *Qatraniodon*, dont les affinités sont discutées. Une étude phylogénique portant sur le genre *Bothriogenys* du Fayum est également proposée, et la validité des différents cladogrammes obtenus est discutée.

La confrontation du matériel africain et d'une espèce d'Asie du Sud-Est conduit à suggérer que des relations phylogéniques et paléobiogéographiques existaient probablement entre les formes africaines et asiatiques. La construction de cénogrammes pour la communauté mammalienne du Fayum révèle que celle-ci vivait probablement dans un environnement forestier soumis à un climat de type tropical, et une interprétation de l'âge de la formation Jebel Qatrani est discutée.

Zusammenfassung

Die ägyptischen Arten der Anthracotheriiden-Gattung *Bothriogenys* werden an Hand von odontologischen Untersuchungen revidiert. Es wird die These vertreten, daß nur vier der fünf von SCHMIDT (1913) beschriebenen Arten zu dieser Gattung gehören. Der Holotypus von *B. parvus* gehört zu einer neuen Gattung, *Qatraniodon*, die definiert wird. Eine phylogenetische Untersuchung der Gattung *Bothriogenys* wurde unternommen, und die verschiedenen phylogenetischen Alternativen werden besprochen.

Vergleiche des afrikanischen Materials mit einer südostasiatischen Art haben ergeben, daß phylogenetische und paläobiogeographische Beziehungen zwischen den afrikanischen und den asiatischen Formen wahrscheinlich sind. Die erstellten Cenogramme für die Säugetierfauna des Fajums zeigen, daß der Lebensraum wahrscheinlich ein bewaldetes Umfeld mit tropischem Klima war. Das Alter der Jebel Qatrani Formation wird diskutiert.

Contents

1. Introduction 2
2. Geological setting 3
3. The Anthracotheriidae 5
   Bothriogenys fraasi 6
   Bothriogenys rugulosus 8
   Bothriogenys andrewsi 11
   Bothriogenys gorringei 11
   Qatraniodon parvus 16
4. Comparisons with the Asian species of *Bothriogenys* 23
5. Phylogenetical relationships 28
6. Paleobiogeographical relationships between South Asia and the Arabo-African area during the Paleogene 31
7. Paleoenvironment of the Fayum fauna 32
8. Conclusions 37
9. References 37
   Annex 41

1. Introduction

Since the discovery of the fossiliferous localities in the Fayum Depression (Egypt) at the beginning of the century, and until recently, the mammals from this region were thought to be mostly endemic to Africa. This assertion was based in part on the fact that these taxa were primitive representatives of their respective families and only known in the Fayum localities. But recent discoveries of mammalian faunas in North Africa (Algeria [COIFFAIT et al. 1984; MAHBOUBI et al. 1986; DE BONIS et al. 1988; GODINOT & MAHBOUBI 1992], Tunisia [COURT & HARTENBERGER 1992; HARTENBERGER & MARANDAT 1992], Libya [SAVAGE 1971; WIGHT 1980]) and in the Arabian Peninsula (Oman [THOMAS et al. 1989; GHEERBRANT et al. 1993]) led to reconsider this hypothesis. Moreover, the description of Upper Eocene ungulates and primates from Southeast Asia (DUCROCQ 1994a; DUCROCQ et al. 1995a, 1995b) reinforces the idea that Southeast Asia was an important centre of origin and evolution for several mammals (particularly anthracotheres and primitive primates), in spite of the geographical distance that separated both areas. However, the mammalian Fayum faunas are actually well known owing to the numerous geological and paleontological works made by several American teams. A complete review of the history of research is given by SIMONS & RASMUSSEN (1990). Higher primates and hyracoids are particularly well diversified in the Fayum (see for example RASMUSSEN et al. 1992). Among other mammal goups, anthracotheres occur in almost the entire Fayum Depression. These ungulates have been studied at the beginning of the century (Schmidt 1913), but since that time, no other work has been conducted concerning this group of mammals. Moreover, the recently described late Eocene mammalian fauna from Thailand has yielded, among others, an anthracothere which is morphologically and probably phylogenetically very close to the African species (Ducrocq 1994a, 1995, in press). A revision of the anthracotheres from the Fayum seems therefore necessary considering the growing knowledge of this group of mammals, and of its dental variability. In addition, the discoveries of Paleogene taxa in Southeast Asia allow to reassess the hypotheses about the faunal changes between Asia and North Africa.

The following abbreviations are used in the text: SMNS (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) and NHML (Natural History Museum London). Acronyms for specimen numbers are C (= Cairo for the Geological Museum, Cairo), M (= Museum at the Natural History Museum London), TF (= Thai Fossil at the Department of Mineral Resources, Bangkok), Vm (= Vertebrate mammal at the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing).

Acknowledgements

I wish to thank Prof. Dr. B. Ziegler, Dr. O. Rieppel and Dr. E.P.J. Heizmann for having received me at the Staatliches Museum für Naturkunde and for having given me all facilities to work there. I also had the kind help of all technicians of the Museum when necessary. Dr. J.J. Hooker received me in the Natural History Museum in London and allowed me to study the anthracothere material from the Fayum in his care. I had also fruitful contacts with J. Sudre, J.-L. Hartenberger and J.-J. Jaeger from the Laboratoire de Paléontologie, Montpellier, France, during my stay in Stuttgart. Mrs. R. Harling (Stuttgart) and Mr. M. Pons (Montpellier) helped me with photographic work, and Dr. G. Bloos helped me to prepare the manuscript in proper form . My thanks go also to the Alexander von Humboldt-Stiftung for its financial support and efficient organization, and thanks to which this work was undertaken and achieved. Publication No. 97-069 from the ISEM, UMR 5554 CNRS.

2. Geological setting

The geology of the Fayum Depression has been recently reviewed in detail by several authors (see for example Bown & Kraus 1988; Van Couvering & Harris 1991; Gingerich 1993 with different interpretations). But it seems necessary to give here a short summary about the nature of the levels that yielded mammal remains.

The late Paleogene rocks in the Fayum Depression (fig. 1) consist of the nearshore marine and fluvial Qasr el Sagha Formation overlain by the mainly fluvial Jebel Qatrani Formation. The Fayum region currently displays more than one hundred terrestrial vertebrate localities (Rasmussen et al. 1992). These localities are mainly distributed in the Jebel Qatrani Formation, a few of them occurring in the underlying Qasr el Sagha Formation. No precise indication concerning the stratigraphical origin of the remains of *Bothriogenys* housed in Stuttgart and London is given in the literature. Andrews (1906: ix, table) stated that a large number of silicified trees associated with vertebrate remains (embrithopods, hyracoids, proboscideans, artiodactyls, carnivores and reptiles) comes from the lower beds of a fluviomarine series, the latter consisting in variegated sands, sandstones, clays and marls with limestone-grits and thin bands of limestone. The so-called ‘fluviomarine series’ now corresponds to the Jebel Qatrani Formation according to the nomenclature of SAID (1962).

In 1905–1906, MARKGRAF assembled a large collection of vertebrate fossils from the 'bone beds' of the lower part of the Jebel Qatrani Formation (BOWN & KRAUS 1988). SCHMIDT (1913) did not give further indications about the location of the fossiliferous levels. Meanwhile, fossil remains occur throughout the Jebel Qatrani Formation from about 45 m up to 250 m (BOWN & KRAUS 1988). One can consider that the anthracotheriids studied by SCHMIDT might come from the collectings made by MARKGRAF before 1911, because the very large collection of vertebrates at the SMNS in Stuttgart was assembled by MARKGRAF in the years before 1911. According to SIMONS (1968: 19) and RASMUSSEN (1989: 60), 'There is a considerable probability that none of the earlier finds [before 1906] was collected from the Upper Fossil Wood Zone'.

The lower fossil Wood zone corresponds to the lower sequence of the Jebel Qatrani Formation, and the upper fossil Wood zone corresponds to the upper sequence of the Formation. The upper and lower sequences are separated by a cliff-forming marker bed called the 'Barite Sandstone' (at about 150–160 m high on the Jebel Qatrani Formation).

Also, SIMONS (1968: 9) stated that 'Markgraf was employed by the American Museum to collect jointly with Granger's party and [...] he continued the work of exploration of the Fossil Wood Zone, bringing in scattered materials, mainly from the northeast of quarries A and B'.

RASMUSSEN et al. (1992) defined four Fayum faunal zones (FFZ 1 to 4) in the Jebel Qatrani Formation, the FFZ1 being the lowest in the series. The limit between FFZ2 and FFZ3 also indicates the Eocene-Oligocene boundary. But according to these authors, the anthracotheriids occur in the four faunal zones described by them, and the abundance of anthracotheres increases markedly in the fourth faunal zone. An-

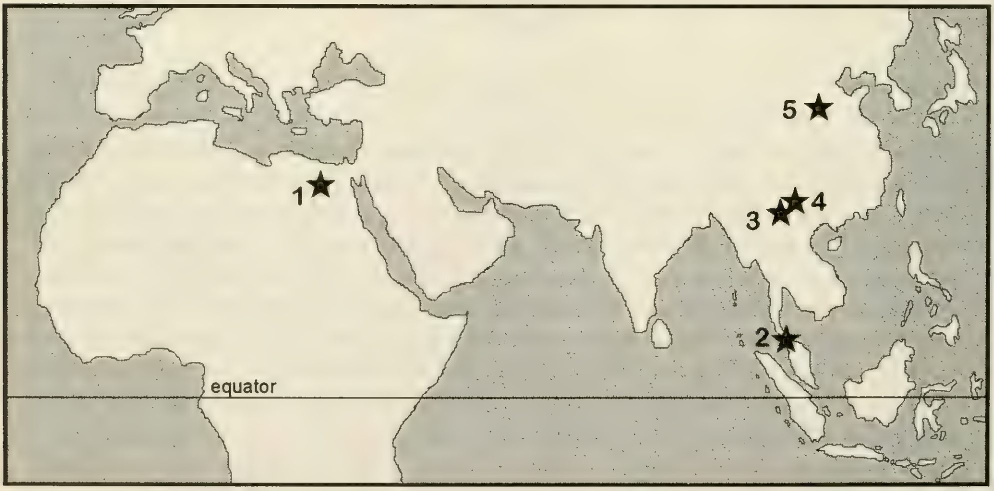


Fig. 1. Location map of the different localities that have yielded remains of *Bothriogenys*. 1: Fayum Depression (lower Oligocene of Egypt); 2: Krabi Basin (late Eocene of Thailand); 3: Xiaotun (Yunnan Province, lower Oligocene of South China); 4: Shiping (Guizhou Province, lower Oligocene of South China); 5: Baishuicun (Shanxi Province, lower Oligocene of Northeast China).

thracothere remains are relatively rare or infrequent at quarries below 100 to 150 m, but they become abundant and widespread in the upper part of the sequence. In addition, RASMUSSEN et al. (1992: 562) stressed that, together with other mammal taxa, the genus *Bothriogenys* occurred throughout the Jebel Qatrani Formation, from quarry L-41 (base of the formation) up to quarries I and M (top of the formation).

Concerning the age of the Fayum anthracotheres, VAN COUVERING & HARRIS (1991) stated that the entire Jebel Qatrani Formation was Upper Eocene in age. RASMUSSEN et al. (1992) supposed that the Eocene-Oligocene boundary was situated between FFZ 2 and FFZ 3 (at about 150 m above the base of the Jebel Qatrani Formation). This would imply that most of anthracotheriid remains are lower Oligocene in age (if one consider the time-stratigraphic correlations proposed by RASMUSSEN et al. 1992). GINGERICH (1993) used planktonic foraminiferal biostratigraphy and radiometric ages on overlying basalts of the Jebel Qatrani Formation as a basis to conclude that the Jebel Qatrani Formation is entirely Oligocene in age. However, there is still some debate as to whether the age of the basal part of the sequence is latest Eocene or earliest Oligocene.

3. The Anthracotheriidae

Anthracotheres are a group of Tertiary suiform ungulates that ranged from small, terrier-sized animals to beasts approaching the hippopotamus in size (BLACK 1978). These animals may have had a hippopotamid mode of life, and several authors moreover consider that Anthracotheriidae might have been the ancestors of extant hippopotamuses (for example COLBERT 1935, GENTRY & HOOKER 1988), although others suggested that hippopotamids could have originated from a peccary stock (PICKFORD 1993, and see DUCROCQ 1994b for discussion). The family Anthracotheriidae occurred in Asia from the late (and perhaps middle) Eocene (COLBERT 1938, DUCROCQ 1992) until the Plio-Pleistocene. They appeared in Europe during the late Eocene (HELLMUND 1991, DUCROCQ 1994a) and they became extinct in the Miocene. North America was colonized by Anthracotheriidae from the late Eocene (STUCKY 1992) until the end of the Oligocene, mainly by selenodont forms of the subfamily Bothriodontinae (MACDONALD 1956). Finally, this family also evolved in Africa from the lower Oligocene (GINGERICH 1993) or the late Eocene (VAN COUVERING & HARRIS 1991) to the Plio-Pleistocene (BLACK 1978).

The Anthracotheriidae of the Fayum fauna have been previously attributed to the Oligocene European and North American genus *Ancodon* on the basis of the resemblances they displayed with the known species (ANDREWS 1906). Then, in his monography on the Fayum artiodactyls, SCHMIDT (1913) attributed the anthracotheriids to the genus *Brachyodus* and the sub-genus *Bothriogenys*. Since that time, several authors have set up *Bothriogenys* at a generic status (BLACK 1978; DINEUR 1981). *Bothriogenys* is a genus known in the lower Oligocene of Fayum in Egypt (BLACK 1978; SCHMIDT 1913) and five species have been described from the Fayum (*B. parvus*, *B. gorringei*, *B. rugulosus*, *B. fraasi*, and *B. andrewsi*). This genus has also been recognized in the Upper Eocene of southern Thailand, with a new species, close to those known in the Fayum (DUCROCQ 1994a; DUCROCQ in press), and possibly in the lower Oligocene of southern and northern China (CHOW 1958; CHOW & CHANG 1960; XU 1962).

In a general way, the dental material attributed to the genus *Bothriogenys* housed in the SMNS in Stuttgart, in the NHML in London and to that of Thailand displays a structural pattern very similar in the different species. My aim is not to redescribe the material published by SCHMIDT, but to propose a revision of the specific and the generic status of some specimens. Only the dental material will be studied here, the postcranial elements (perhaps with the exception of the astragali) being too poorly known to be referred with certainty to *Bothriogenys*.

Order Artiodactyla OWEN 1848

Family Anthracotheriidae GILL 1872

Genus *Bothriogenys* SCHMIDT 1913

Type species: *Bothriogenys fraasi* SCHMIDT 1913; designated therein.

Emended diagnosis. – Small to medium-sized anthracotheres; skull and jaws moderately elongated; diastema between premolars and canine present, generally short, and between C and anterior lower premolars; no descending flange of the angle; no reduction in dental formula; no incisor enlargement; premolars simple, elongated; molars bunodont to bunoselenodont; enamel somewhat rugose; protoconule well developed; parastyle and mesostyle flattened; lower molars with short anterior protoconid and hypoconid arms.

Bothriogenys fraasi (SCHMIDT 1913)

* 1913 *Brachyodus (Bothriogenys) fraasi.* – SCHMIDT, p. 158–163; p. 186–190; pl. 1, fig. 13; pl. 2, figs. 1–7; pl. 3, figs. 1–5, 23–25, 29–35; pl. 4, figs. 7, 10.
1913 *Brachyodus gorringei.* – SCHMIDT, pl. 3, figs. 23–25.
1978 *Bothriogenys fraasi.* – BLACK, p. 427.

Lectotype (design. BLACK 1978): skull with left and right P^1-P^3; Nr M 10186, Natural History Museum, London.
Formation and location: Jebel Qatrani Formation, Fayum, Egypt.

Emended diagnosis. – Differs from other species of *Bothriogenys* in the association of its deeper lower jaw, with lingual convexity under molars and lingual concavity under premolars, its labial concavity of tooth row, the strong increase of size from M_1 to M_2, its lower molars with slightly bulbous and labially salient external wall, its prehypocristid in Y on fresh teeth, and strongly developed mesial and distal cingulids. Upper molars tend to be as wide as long, thus recalling those of *B. rugulosus*, but with more slanted cusps. No diastema in the upper premolar row, and long diastema between the upper canine and P^1; symphysis reaching P_1 (Annexe, table 1).

The type specimen of *B. fraasi* housed in the NHML (Nr M10186) displays dimensions and dental structure similar to those of the skull from the SMNS (Nr 44175). The only differences that can be pointed out between both specimens concern the structure of P^1-P^3: their distolingual cusp and cingulum are slightly more developed in the London skull than in the Stuttgart specimen.

B. fraasi is the second largest anthracotheriid species known from the Oligocene Fayum sediments. SCHMIDT (1913: 37) pointed out that on unworn lower molars, the prehypocristid divides into two distinct crests, the mesial one running to the posterior wall of the trigonid (= cristid obliqua), and the lingual one joining the apex of the entoconid. This morphology gives the prehypocristid a Y form. Although

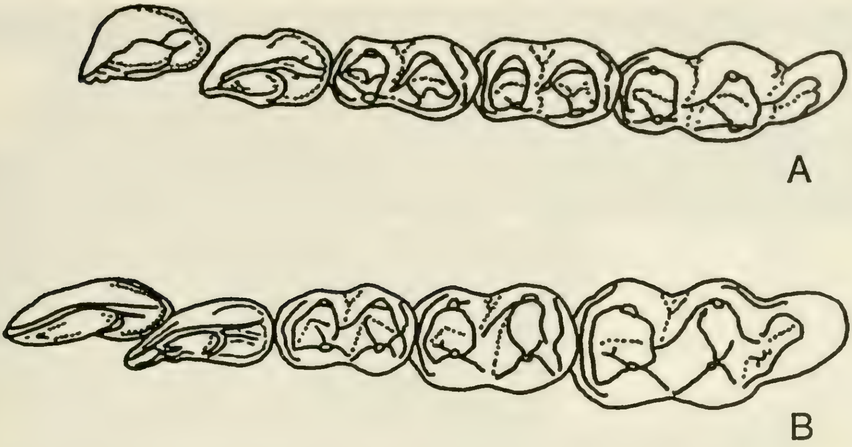


Fig. 2. Occlusal view of lower tooth row of A: *B. gorringei* (mandible 46348) and B: *B. fraasi* (mandible 44 081, SMNS). Note the structure of the hypocristid on M_2 and M_3. Not to scale.

Schmidt regarded this feature as a specific character for *B. fraasi*, it lacks on the juvenile mandible Nr 11 948, but it can be observed, however, in most specimens referred to *B. rugulosus*, and in some specimens of *B. gorringei*. Although Hellmund (1991) stated that the Y prehypocristid reflects a derived condition, this character should therefore be regarded as a variable feature, or as a trait that occurs only in fresh teeth in the Fayum anthracotheres (fig. 2 and 3C).

Three fragmentary mandibles housed in the SMNS that have been previously attributed to *B. gorringei* (among which one [Nr 44 081] is figured in Schmidt 1913: pl. 3, fig. 23–25) can be referred to *B. fraasi* on the basis of the association of their deep lower jaw, their dimensions, the increase of size from M_1 to M_2, their bulbous labial wall of lower molars and their peculiar structure of the prehypocristid (fig. 3C).

Schmidt (1913: 37) also pointed out that the lingual face of P_2 and P_3 is simple. It seems that he took the juvenile lower jaw Nr 11 948 as a basis of this assertion. As a matter of fact, this mandible displays a premolar which is triangular in shape with two slight distal crests, a very faint distal talonid, and a weak lingual cingulid. The lingual face of this tooth is concave and almost flat. If one considers the adult lower jaw Nr 44 174 from the SMNS, the teeth are all very worn, but it is possible to observe the remains of a P_2 that does not display the structure described above. Although the P_2 is extremely worn, it bears a larger size, a more developed distal cingulid, two distal crests and a strong lingual cingular shelf. This stucture recalls that found on the P_2 of *B. gorringei*. It is therefore very likely that the premolar of the mandible Nr 11 948 corresponds to a D_2 and not to a P_2, since the former always displays a more simple morphology than that of the latter (fig. 4 and 5).

A mandible from the NHML preserving right P_3-M_3 (Nr 9462) was labelled *as B. rugulosus*, but I here refer it to *B. fraasi*. Indeed, M9462 is too large to belong to the former species, and its deep horizontal ramus (about 38 mm under M_1 and M_3) and teeth morphology and structure distinguish it from all other Fayum species. Also, this specimen allows to better know the lower premolars of this species. The two last premolars (P_{3-4}) display a structure similar to that of the corresponding premolars of

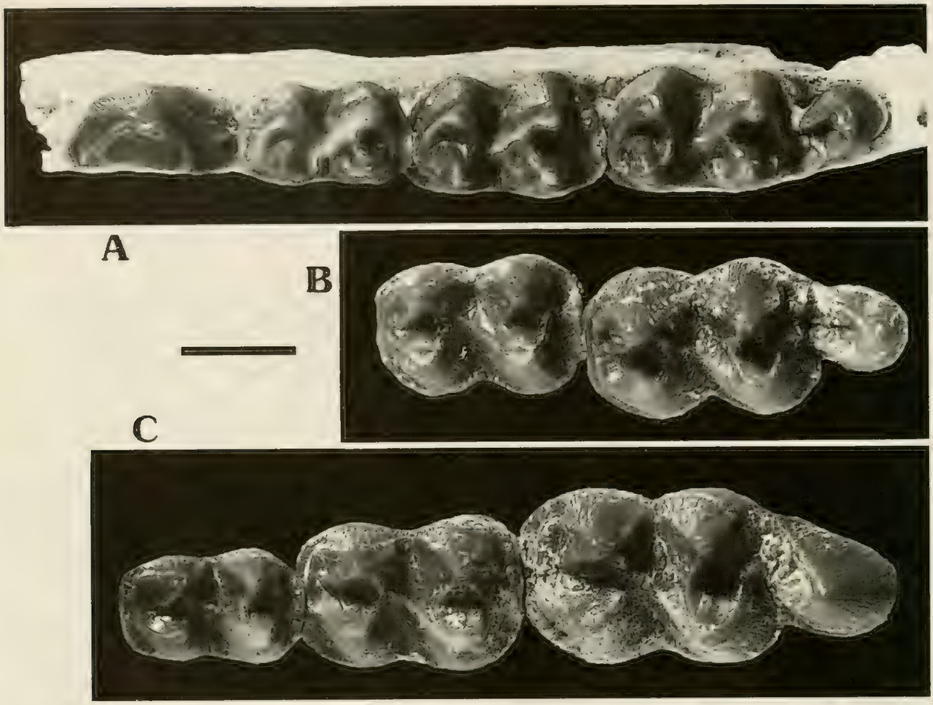


Fig. 3. Comparison between the lower molars of A: *B. gorringei* (right P_4-M_3, Nr 44101), B*: B. rugulosus* (left M_{2-3}, Nr 12636a), and C: *B. fraasi* (left M_{1-3}, Nr 44081). No left lower jaw *of B. gorringei* in the SMNS is well preserved enough for exact comparisons. All specimens housed in the SMNS. Scale bar = 10 mm.

B. gorringei, but they are somewhat more elongated than in the other species. In addition, the anterior part of the P_4 is particularly mesiodistally elongated, and it passes and lingually covers the talonid of P_3 (fig. 2). This situation is unknown in all other forms, where the P_{3-4} are shorter and more labially convex. The elongation of the lower premolars and the covering of P_3 by P_4 cannot be observed on the other lower jaws from the SMNS collections (Nr 44174 and 44176) since these teeth are so worn or they lack. On the other hand, the lower molars of M9462 illustrate that the Y prehypocristid is hidden by the wear of these teeth, thus enhancing the hypothesis according to which this structure does not correspond with a derived condition.

It must be stressed that in a general way, the overall structure of the teeth of *B. fraasi* is close to that of *B. rugulosus* (labial and lingual shape of the lower molar cusps, enamel slightly more wrinkled than in *B. gorringei* and *B. andrewsi*), thus suggesting that *B. fraasi* is phylogenetically closer related to *B. rugulosus* than to the other species of *Bothriogenys*.

Bothriogenys rugulosus (SCHMIDT 1913)

1906 *Ancodon gorringei.* – ANDREWS, p. 181 (M8424, M8425, M8423).
1906 *Ancodon* sp. – ANDREWS, p. 191 (C10500).
* 1913 *Brachyodus rugulosus.* – SCHMIDT, p. 165–168; p. 190–192; pl. 3, figs. 11–12; pl. 4, figs. 5, 8.
1978 *Bothriogenys rugulosus.* – BLACK, p. 427.

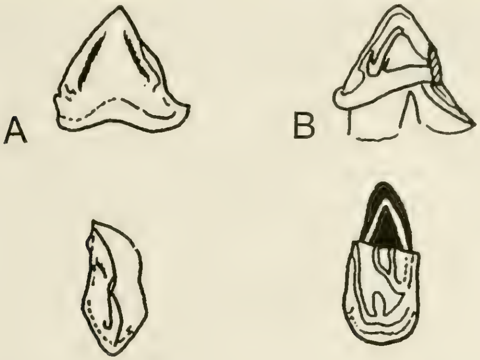


Fig. 4. Lingual (top) and occlusal (bottom) views of A: right D_2 of *B. fraasi* (mandible 11948, SMNS), and B: left P_2 of *B. fraasi* (mandible 44174, SMNS). Black part on B corresponds to worn root. Not to scale.

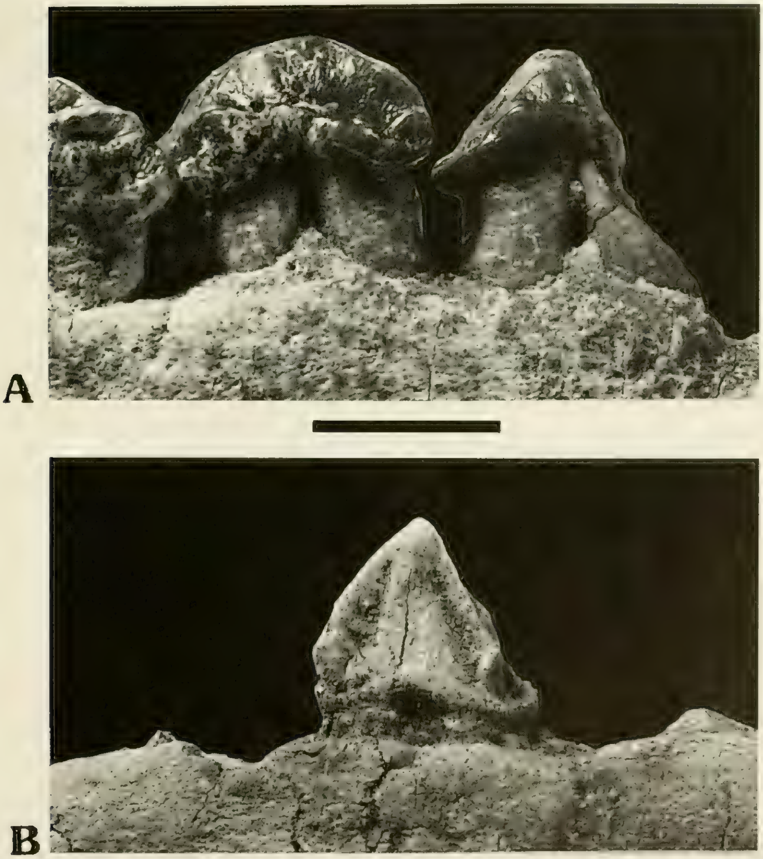


Fig. 5. Comparison between A: lingual view of left P_2 of *B. fraasi* (mandible Nr 44174) and B: lingual view of right D_2 of *B. fraasi* (mandible Nr 11948). All specimens housed in the SMNS. Scale bar = 10 mm.

Lectotype (design. BLACK 1978): a portion of left maxilla with M^2-M^3; Nr 44135, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.
Formation and location: Jebel Qatrani Formation.

Emended diagnosis. – *B. rugulosus* can be distinguished from all other species of the genus by its smaller size, its upper molars about as wide as long without marked increase of size from M^1 to M^3, and with paracone steeper than metacone, its more massive lower molars with more rounded labial wall of the protoconid, its deeper labial sinusid between the anterior and posterior lobes of lower molars, so that the external walls of the teeth are slightly more labially salient, its more rectilinear third lobe of M_3, its almost complete cingulid on the whole labial side of the crown, and its typically strongly wrinkled enamel (Annex, table 1).

The fragmentary left maxilla with M^2-M^3 Nr 44135 was originally proposed by SCHMIDT (1913) as the type specimen. This specimen does not seem to be typical of the species since its dimensions and proportions (see Table 1) tend to be closer to those of *B. gorringei*: the teeth are slightly larger than the other upper molars attributed to *B. rugulosus* and they are somewhat wider than long, when one of the diagnostic characters of *B. rugulosus* is square upper molars.

The lower jaw of *B. rugulosus* is somewhat more slender than that of *B. gorringei* or *B. fraasi* and its retromolar space does not develop so much (it does not exceed 11 mm in the old specimen Nr 12636b, whereas the retromolar space can reach 15 mm in *B. gorringei* and 18 mm in *B. fraasi*). Also, a few slight dental features can distinguish the two species. In *B. rugulosus*, the M_3 displays a somewhat reduced and more straight hypoconulid than in *B. gorringei*. Also, the metaconid of *B. rugulosus* lower molars displays a marked mesial crest that descends from its apex and connects with the paracristid that extends along the anterior face of the trigonid basin. This premetacristid is either absent or very slight and does not contribute to close the trigonid basin in *B. gorringei* (fig. 6 and text-fig. 3B).

On upper molars, as stressed in the emended diagnosis, the teeth do not increase their size very much from M^1 to M^3 as in other species of *Bothriogenys*. Also, the labial styles are not so strongly developed, particularly the mesostyle, and the meta-

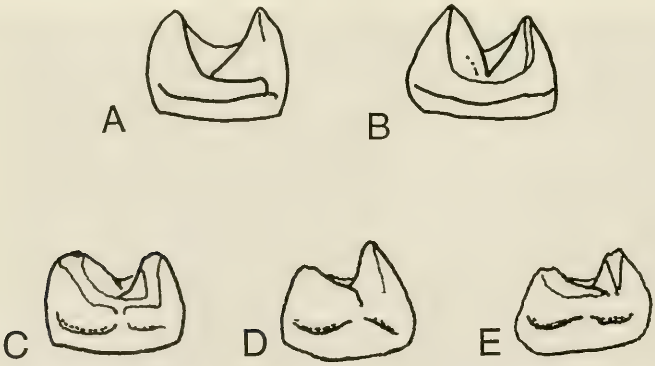


Fig. 6. Mesial views of right M_3 in A: *B. gorringei* (mandible 46348) and B: *B. rugulosus* (mandible 12636a). Both mandibles from the SMNS. Not to scale.
Distal view of left M_2 in C: *B. gorringei* (mandible 12636, inversed), D: *B. fraasi* (mandible 44081), and E: *B. rugulosus* (mandible 12636a). All mandibles from the SMNS. Not to scale.

style tends to be distally salient. SCHMIDT (1913: 14) pointed out the narrowness of the labial cusps relative to the lingual ones. This feature is well developed on the type specimen, but on other specimens (for example 44133 from SMNS, M9243 from NHML) the labial cusps tend to be more transversely developed and closer to the lingual ones.

In its overall morphology, *B. rugulosus* therefore seems to be the most primitive Fayum anthracotheriid, as SCHMIDT stressed.

Bothriogenys andrewsi (SCHMIDT 1913)

* 1913 *Brachyodus andrewsi.* – SCHMIDT, p. 168–169; p. 193–195; pl. 1, figs. 10–12; pl. 3, figs. 13–18.
1978 *Bothriogenys andrewsi.* – BLACK, p. 427.

Lectotype (design. BLACK 1978): right upper M^2, Nr 44086, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. In the monography of SCHMIDT (1913) and in BLACK (1978), the type specimen was cited and described as a left upper M^2.
Formation and location: Jebel Qatrani Formation.

Emended diagnosis. – Large size anthracothere. Quadratic upper molars with strongly developed labial styles, and labial wall of paracone somewhat steeper than that of the metacone. P^4 with oblique labial corner. Differs from *B. fraasi* and *B. rugulosus* in its more slender lower molars. Enamel finely crenulated (Annex, table 1).

B. andrewsi is known only by isolated teeth: a strongly worn right M^2, right P^4, D_4, M_3, and I_1. The type specimen does not display much details of structure, and mainly the size allows to distinguish this species from the others.

With the exception of its larger size, the lower M_3 is identical in structure and morphology with the same tooth of *B. gorringei.* The only distinctive feature that can be observed is the slightly lower hypoconulid in the large species (although this could be related to the differences of wear). Also, the D_4 of both species are very similar. The tooth of *B. andrewsi* displays a more developed labial cingulid and two minute enamel spurs at the labial end of the transverse valleys that originate from the labial cingulid; a basal and somewhat larger spur labial to the median lobe of the tooth seems to have its own root.

The P_4 is also close to that of *B. gorringei.* Its labial wall is somewhat more oblique and mesially extended, but the overall structure is the same for both species.

No specimen from the NHML can be referred to this large species that seems to have been rather rare in the Fayum according to its relative abundance in the fossil record.

Bothriogenys gorringei (ANDREWS & BEADNELL 1902)

* 1902 *Ancodon gorringei.* – ANDREWS & BEADNELL, p. 7.
1906 *Ancodon gorringei.* – ANDREWS, p. 179–180 (M8881) and pl. 18, figs. 1–3; p. 182 (M8505a, M8505b, M8428, M8427, M8506a, M8506b).
1913 *Brachyodus gorringei.* – SCHMIDT, p. 164–168; p. 178–186; pl. 1, figs. 1, 6–8; pl. 2, figs. 8, 9; pl. 3, figs. 19, 39; pl. 4, figs. 1–4, 6, 9.
1913 *Brachyodus parvus.* – SCHMIDT, p. 169–171; p. 195–198; pl. 1, figs. 2–5; pl. 3, figs. 6–9, 20–22, 36–38.
1978 *Bothriogenys gorringei.* – BLACK, p. 427.
1978 *Bothriogenys parvus.* – BLACK, p. 427 (in part).

Holotype: lower jaw with left M_1-M_3 and right I_1, I_3, P_2-M_3; Nr C 8629, Geological Museum, Cairo (cast M8881 in the NHML).

Formation and location: Jebel Qatrani Formation.

Emended diagnosis. – Middle-sized species of *Bothriogenys.* Differs from *B. fraasi* in its smaller size, and in its lower molars with a weaker increase of size from front to rear, with more vertical distal wall of labial cusps, and poorly developed labial cingulid. Differs from *B. rugulosus* in its somewhat larger size, its lower molars with less bulbous labial walls and less developed premetacristid, its M_3 with longer and more slender hypoconulid, its upper molars wider than long, and in its somewhat less wrinkled enamel. Differs from *B. andrewsi* mainly in its smaller size (Annex, table 1).

The species *B. gorringei* has been erected by ANDREWS & BEADNELL in 1902 on the basis of an almost complete lower jaw (figured by ANDREWS 1906, plate 18, fig. 1–3). *B. gorringei* is by far the most abundant anthracotheriid species within the fossil material housed in Stuttgart (24 fragmentary jaws and/or isolated teeth) and in London (13 specimens). The type specimen (cast Nr M8881) from London displays a slightly larger size than most of the other specimens attributed to this species. However, the other specimens of the NHML agree in dimensions with the SMNS material.

The type specimen displays dimensions and, in a lesser degree, proportions that remind the fragmentary lower jaw Nr 44081 from Stuttgart that I attribute to *B. fraasi* (see further). But the London specimen can be distinguished from this larger species by its M_3 with the more slanted distal walls of the labial cusps, by its inner cusps that form a more open V in lingual view, and by its weaker labial cingulid. In addition, the horizontal ramus is more slender (28 mm under P_2, 32 mm under M_1, 36 mm under M_3) than in *B. fraasi.* The type mandible might have belonged to a male specimen according to its large size and its developed diastema between C and P_1 (21 mm), P_1 and P_2 (26 mm) and P_2 and P_3 (2.5 mm). Also, the structure of the lingual face of the lower premolars is similar to that of the corresponding teeth of the mandible Nr 44080 from Stuttgart, with a lower and somewhat weaker lingual crest of P_4 in M8881 (fig. 7).

Among the dental material from the NHML that I refer to *B. gorringei*, several specimens have not been described or even cited in the litterature, particularly in ANDREWS (1906). The fossils have been attributed to various species of *Bothriogenys* following the work of SCHMIDT (1913), and several of them display the same catalogue number. I therefore give the following list of the London specimens that, according to me, belong *to B. gorringei*: M8881 (type specimen), M8426, M8427, M8428 (a right lower premolar), M8428 (a fragmentary lower jaw preserving right M_{2-3}), M8428 (a fragmentary lower jaw preserving left P_3-M_3), M8505a, M8505b, M8506, M8506a, M8506b (a fragmentary lower jaw preserving left M_{1-3}), M8506b (a fragmentary lower jaw preserving left M_3), M9462, M10350, M10351. Table 1 (Annex) displays the measurements of the dental material for all species of *Bothriogenys.*

A fragmentary lower jaw preserving a right P_2 (M8428) was previously attributed to *B. ?parvus*, but the structure and dimensions of both tooth and horizontal ramus are similar with those of *B. gorringei.* This premolar displays a weak mesial crest and lingual cingulid.

Also, a fragmentary lower jaw with right D_4-M_1 and the talonid of D_3 (M10351) labelled as *B. parvus* shows size and strong structural similarities with *B. gorringei* (M_1 size larger than that of the type of *B. parvus*, with more massive outline and stronger mesiolabial crest of the metaconid).

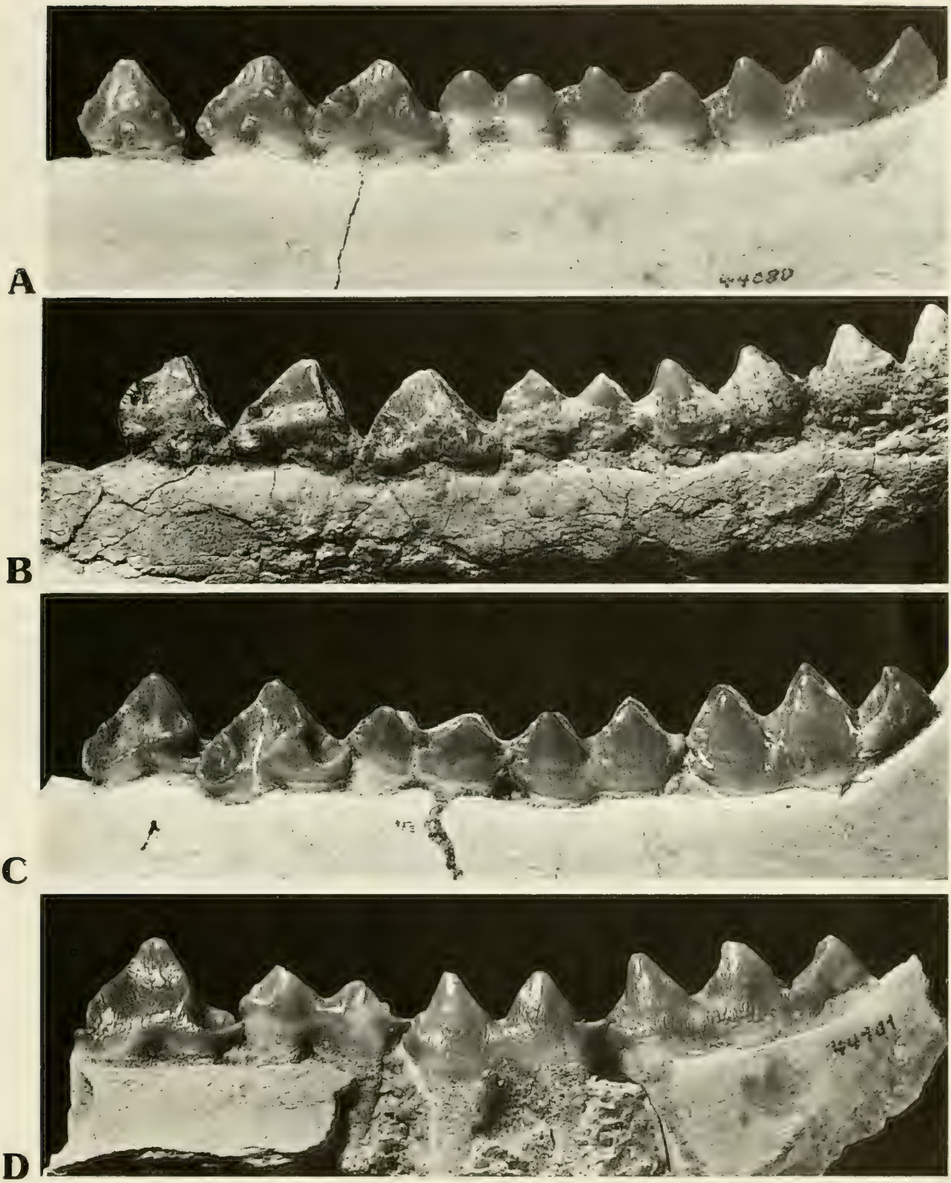


Fig. 7. Comparison of the lingual faces of P_3-P_4 in *B. gorringei*. A: mandible Nr 44080; B: mandible Nr 46349; C: mandible Nr 46348; D: mandible Nr 44101. All specimens housed in the SMNS. Scale bar = 10 mm.

The lower jaw Nr M9462 with left M_{2-3} was referred to *B. rugulosus* on the basis of its crenulated enamel and rather short hypoconulid on M_3. However, the dimensions of the London specimen are closer to those of *B. gorringei*, the premetacristid is weaker than in *B. rugulosus*, the labial wall of the protoconid is more rounded, and the lower molars lack the typical waisting between the anterior and posterior lobes.

In a general way, the lower jaw displays a constant morphology, with the exception of the retromolar space that is longer in older specimens.

Among all the fossils attributed to *B. gorringei*, the structure of the lingual face of lower premolars is variable (fig. 7). They display a mesial crest that inflates more or less at the base of the crown, and a lingual crest that goes down and evolves in a cusplet. On P_2, the mesial crest either forms a spur which is low on the crown (mandible Nr 44080), or it is developed as a strong wing that occupies the two thirds of the anterior side of the tooth (mandible without number). On the same specimens, the distolabial basin is respectively shallow or deep and wider (fig. 8).

On P_3 and P_4, the lingual crest is the most variable. It can form a triangular shelf at the mid-height level of the crown or slightly lower, and in a more or less anterior position. This lingual crest can also evolve in a high cingular shelf on the lingual base of the crown. This extreme situation is observed on the fragmentary lower jaw associated with the right M_3 Nr 44101 figured by Schmidt (1913, pl. 3, figs. 20–22) and previously attributed to *B. parvus* (fig. 7D), and in a lesser degree in the specimen Nr 8505b from London (a lower jaw with left P_4-M_3). Thus, the structure of the lingual face of the P_4 can display several stages of crest development within the same species (fig. 8). This suggests that the simple structure of the lingual face of the lower premolars cannot be used as a specific feature, but should be rather considered as a variable character in *B. gorringei.* This situation can also be observed in the European anthracotheriid *Elomeryx crispus*, in which the P_3-P_4 display different evolutionary stages on their internal wall (Hellmund 1991: 23 fig. 5). Schmidt (1913: 196) stated that the simple structure of the lingual face of the P_4 in *B. parvus* cannot correspond with individual variation, although he found an alleged P_3 that displays an analogu-

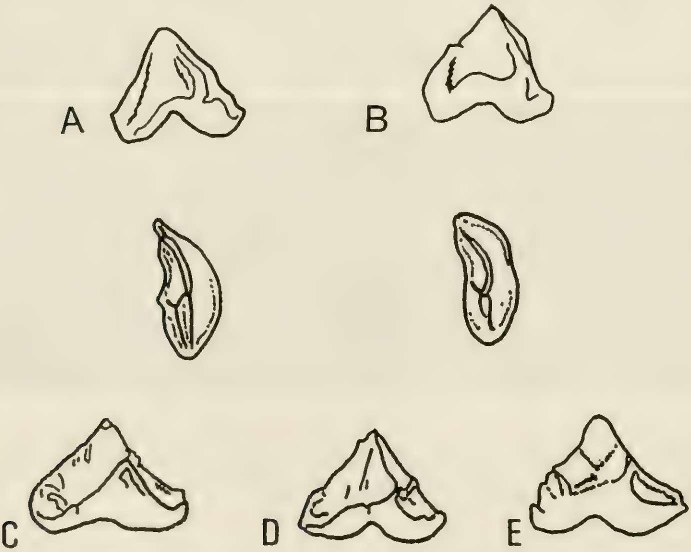


Fig. 8. Lingual (top) and occlusal (bottom) views of P_2 in *B. gorringei* (A: mandible 44080, SMNS; B: mandible Nr 46349, SMNS). Not to scale.
Lingual views of right P_4 in *B. gorringei* (C: mandible 44080; D: mandible 12636b; E: mandible 44101. All mandibles from the SMNS). Note the variation in the structure of the lingual crests. Not to scale.

ous simple lingual face. But this tooth is neither described, nor figured by Schmidt, and therefore cannot be referred to *B. gorringei.* The outline and dimensions of the lower molars are rather constant in *B. gorringei.*

No upper molars studied in the Collections of the NHML can be referred to *B. gorringei.* However, it is quite difficult to distinguish the upper molars of this species from those *of B. rugulosus* only by their dimensions. Structurally, the upper molars of *B. gorringei* display a typical association of features: they are wider than long, the parastyle is somewhat more labially protruding than the mesostyle, the cusps are more straightened, and the increasing of size from M^1 to M^2 is stronger than in *B. rugulosus.* As a consequence, the upper dental material from London previously referred to *B. gorringei* (M8423, M8424, M8425) should be regarded as belonging to the species *B. rugulosus.*

The type specimen of *B. parvus* is a fragmentary lower jaw with preserved M_1-M_2 (Nr C 8821). The distinctive features listed by Andrews (1906: 189) only apply to this specimen and not to other fossils from Stuttgart described by Schmidt (two fragmentary lower jaws: one with right P_4-M_2 without number associated with a right M_3 Nr 44101 and a juvenile left lower jaw with D_2-M_1 Nr 44105), which should be referred to *B. gorringei* (fig. 7D). The only difference that could be pointed out between *B. gorringei* and *B. parvus* is the weak development of the labial cingulid in *B. parvus.* This observation only applies to the material referred to *B. parvus,* with the exception of the type specimen C 8821. However, this cingulid is also poorly expressed in some other specimens of *B. gorringei* (for example on the lower jaw Nr 44101 figured on fig. 3A). The cingulid also tends to be more developed on the third lower molar in the latter species.

Another character that can be observed on relatively fresh teeth is the distal binding of the posterior cusps (entoconid and hypoconid) by a 'U' crest, that occurs only in a few specimens. In most of molars, this type of binding is different: the distal crest of the hypoconid (= posthypocristid) is lingually directed, and at the level of the posterior longitudinal valley of the molar, it runs distally and joins the hypoconulid (fig. 9).

Also, the posterior cusps of molars display a mesial binding which can be of two types. In most of the specimens, the anterior arm of the entoconid (= preentocristid) joins the anterior arm of the hypoconid (= cristid obliqua) in front of the hypocon-

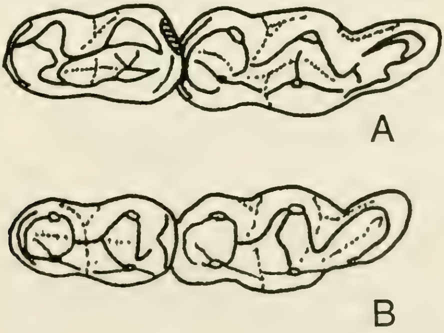


Fig. 9. Occlusal view of M_{2-3} in *B. gorringei.* A: mandible Nr 46350 (inversed, SMNS), B: mandible 8428 (NHML). Note the structure of the hypocristid on lower molars. Not to scale.

id. In three of about 15 fragmentary lower jaws and/or isolated teeth (mandible M8428, 44105 and without number), there is an additional mesiolingual crest that runs from the apex of the hypoconid to join the preentocristid (fig. 9). HELLMUND (1991: 24, Fig. 6) regarded the occurrence of two distinct crests from the hypoconid as a primitive configuration, and the prehypocristid that joins to the cristid obliqua as an evolved situation.

Genus *Qatraniodon* n. g.

Type species: *Ancodon parvus* ANDREWS 1906.

Diagnosis. – Small anthracothere about the size of *Elomeryx crispus cluai*. Differs from all African species of *Bothriogenys* in its smaller size, its more elongated and slender lower molars with narrower mesial end of the trigonid, its straight and mesiolingually directed preprotocristid, and in its lack of the mesiolabial crest of the metaconid. Talonid wider than the trigonid. Talonid basin lingually open, posterior wall of the trigonid high. Cristid obliqua very low and reaching the middle of the trigonid wall. Lingual wall of the inner cusps vertical. Slight cingulid on the anterior face and on the labial end of the transverse valley on lower molars, and more strongly developed on their distal face. Horizontal ramus shallow (measurements in mm for C 8821 are: M_1 length, 12.3; M_1 trigonid width, 5.8; M_1 talonid width, 6.6; M_2 length, 14.4; M_2 trigonid width, 7.3; M_2 talonid width, 8.3).

Qatraniodon parvus (ANDREWS 1906)

* 1906 *Ancodon parvus.* – ANDREWS, p. 189–191; Text-Fig. 62.
1913 *Brachyodus parvus* (in part). – SCHMIDT, p. 195.
1978 *Bothriogenys parvus.* – BLACK, p. 427.

Holotype (by monotypy): A portion of the right ramus of a mandible with M_1-M_2; Nr C 8821, Geological Museum, Cairo.
Formation and location: Jebel Qatrani Formation.

Diagnosis. – Same as for genus.

A cast of a fragmentary lower jaw with right M_1-M_2 from the Natural History Museum in London (original Nr C 8821 in the Geological Museum, Cairo) has been described as *Ancodon parvus* by ANDREWS (1906: 189–190) and then as *Brachyodus parvus* by SCHMIDT (1913: 195–196).

ANDREWS (1906: 189) gave a short description of the holotype, in which he pointed out the distinctive features observed with *Bothriogenys gorringei*. However, a description in detail is here necessary. The molars are basically quadritubercular and strongly increase in size from front to back. There is no apparent paraconid. The lingual cusps are bunodont and the labial ones are more selenodont, with their mesial and distal crest reaching only the middle of the tooth. The crowns are rather high, and their labial and lingual walls are vertical.

The trigonid cusps (protoconid and metaconid) are as high as the talonid ones and are situated close together with the protoconid being the larger of the two. The protoconid and the metaconid are joined by an almost vertical, high and distal crest that separates the trigonid basin from the posterior part of the tooth. The metaconid displays a short, low and mesially directed crest that ends at the mesial border of the molar above the slight mesial cingulid. An oblique and longer crest that originates from the protoconid apex joins the mesial end of the metaconid crest very low on the anterior face of the crown.

The talonids of M_{1-2} are somewhat wider than the trigonids. The entoconid is very slightly anterior to the hypoconid and is connected to it by a high V-crest whose head is mesially directed. The cristid obliqua is very low and joins the base of the trigonid wall at the midline of the tooth. On the M_2 (the freshest tooth), the distal crest of the hypoconid is lingually directed and stops in the midline of the tooth without connecting the distal wall of the entoconid. The latter cusp displays a slight distal crest that joins the lingual end of the distal cingulid. A well developed hypoconulid is present on both lower molars, it is laterally bounded by a distal cingulid.

The labial cingulid is developed only in the valley between the protoconid and the hypoconid. The mesial cingulid extends from the mesiolingual to the mesiolabial corners of the tooth.

Althought it belongs to a juvenile specimen, the mandible is slender, measuring 19.1 mm at its greatest depth, beneath M_2 talonid. The inferior border of the ramus angle gently runs upward from this point, and there is no indication of an expanded mandibular angle.

The generic status of *Bothriogenys parvus*

The cast Nr C 8821 displays dental dimensions and structure that distinguish it from all other fossils described as *B. parvus*. As the other fossil specimens previously attributed to *B. parvus* might belong to *B. gorringei* (see above and below), only the cast C8821 can be referred to *B. parvus*. Indeed, the molars of the cast are markedly smaller and more elongated than those of all other specimens previously referred to *B. parvus* (fig. 10).

Qatraniodon parvus is clearly an anthracotheriid. As other representatives of the family, it is characterized by the presence of strong, mesially directed premetacristids, well separated metaconids and protoconids that are subequal in size, cristid obliqua that connects the posterior trigonid wall, and V-shaped hypolophids.

The M_1 of *Qatraniodon* is smaller than that of the mandible Nr 44105 (15.8 x 8.9) which is the smallest specimen attributed to *Bothriogenys gorringei*, and than those of all other species of *Bothriogenys*, and it further displays several differences of structure. The preserved portion of mandible C 8821 is shallower than in all other species. The preprotocristid directly joins the premetacristid mesially to the meta-

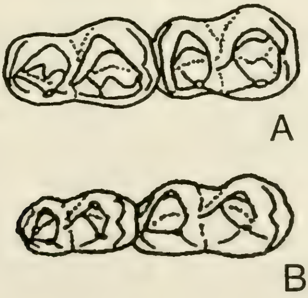


Fig. 10. Comparison of occlusal view of M_{1-2} of A: *B. gorringei* (mandible cast M8881, NHML) and B: *B. parvus* (cast of C8821, SMNS). Not to scale.

conid, so that the trigonid basin seems to be lingually closed. In addition, there is no mesiolabial crest that goes from the apex of the metaconid down to the trigonid basin, as is the case in all other species of *Bothriogenys*. Such a crest occurs on the M_1 of the mandible 44 105 on which the preprotocristid surrounds the mesial border of the tooth and connects with the mesial part of the base of the metaconid. The trigonid basin is thus crescentic in outline and seems to be lingually open. Also, the trigonid seems to be more mesially compressed than in all other species, and the cristid obliqua does not ascend the posterior trigonid wall. Finally, the talonid of M_2 is lingually open since the posthypocristid does not reach the postentocristid or the base of the entoconid. All these features are unusual in *Bothriogenys*, and therefore warrant a distinct generic status for the mandible C 8821.

Another anthracotheriid genus described by SCHMIDT (1913) from the Fayum fauna is *Rhagatherium aegyptiacum*. This species is only known by an isolated presumed M^3, and therefore direct comparisons are not possible with the fragmentary mandible C 8821. Three species of *Rhagatherium* are so far known in Europe (*R. valdense*, *R. frohnstettense* and *R. kowalevskyi*) and possibly one or two other species in India. In a general way, *R. valdense* and *R. frohnstettense* differ from the Fayum artiodactyl in their smaller size and in their wider lower molars with more labially protruding anterior and posterior lobes. *R. kowalevskyi* also is much smaller than the Fayum species. In his description of this species, HELLER (1930) pointed out that the occurrence of an intermediate cusp on the posterior arm of the hypoconid characterizes the genus *Rhagatherium*. However, no trace of such a cusp can be observed on the Fayum species. In addition, the more slender occlusal outline of the lower molar, the lack of a crest on the mesial face of the entoconid, of a labial cingulid, and the occurrence of a weaker distal cingulid set the latter form away from *R. kowalevskyi*.

The other artiodactyl known in the Fayum assemblage is *Mixtotherium mezi*. This species, that should be referred to the Mixtotheriidae, is represented by an isolated M^3 which is much larger than the corresponding teeth of the European species (SUDRE 1977: 47). The European species *Mixtotherium cuspidatum*, *M. priscum* and *M. leenhardti* differ from the Fayum mandible in their smaller size (except for *M. priscum*), their more massive lower molars, their open trigonid, their weaker distal cingulid, and their more distally situated entoconid. Therefore, on the basis of its general structure and dimensions, the specimen C 8821 cannot be referred to the genera *Rhagatherium* or *Mixtotherium*.

It must be stressed that the fragmentary mandible C 8821 displays an association of several dental features that can be found in the genus *Anthracokeryx*, a genus known exclusively in Asia: the lower molars are quite elongated with the anterior lobe somewhat wider than the posterior lobe, the preprotocristid is mesiolingually orientated, and the premetacristid is short, mesially directed, and connects lingually to the preprotocristid just above the mesial end of the crown, the talonid basin is distally open. These characters are particularly well observed in the late Eocene species from Thailand, *Anthracokeryx thailandicus* (DUCROCQ 1992). However, the Fayum species differs from all species of the genus in its smaller size (with the exception of *A. tenuis* from Burma), its much shallower horizontal ramus, its more slender lower molars, its more developed distal cingulid, and in lacking the mesiolabial crest of the metaconid.

The other material previously attributed to *B. parvus*

The upper P^4 figured by Schmidt (1913, pl. 3, figs. 7–8) displays dimensions and morphology that are similar with those of the corresponding tooth of *B. gorringei*. Schmidt (1913: 19) stressed on the height and the sharp crests of this tooth as distinctive features for *B. parvus*, but the P^4 is unworn, and therefore cannot be distinguished from the morphology of the last premolar of *B. gorringei*.

Also, the descriptions and illustrations by Schmidt (1913: 17–18) of upper molars attributed to *B. parvus* fit well with the upper molars of *B. gorringei*. Indeed, the metacone more lingual than the paracone, the strongly developed barrel of labial cusps, the small paraconule close to the protocone, the metastyle not salient distally, the distal cingulum that follows the distal end of the longitudinal valley, the weakening cingulum at the base of the metaconule, and the parastyle stronger than the mesostyle are characteres that are found also in *B. gorringei*.

The right D^4 referred to *B. parvus* by Schmidt agrees very well with a milk molar of *B. gorringei*, and there is no reason to attribute it to another species on the basis of its structure.

Tab. 1. Measurements (in mm) of the dental material attributed to *Bothriogenys* from SMNS and NHML.

Bothriogenys gorringei (SMNS)

Mandible Nr 44080	Length	Width	Mandible Nr 44105	Length	Width
right P/2	13.8	6.8	left D/2	9.3	4.4
right P/3	16.2	8.4	left D/3	14.3	6.0
right P/4	17.1	9.8	left D/4	18.3	7.4
right M/1	15.0	10.3	left M/1	15.8	8.9
right M/2	18.0	12.4			
right M/3	29.0	13.9			
Mandible Nr 46348	Length	Width	Mandible Nr 12636b	Length	Width
right P/3	15.3	7.4	right P/3	16.3	9.0
right P/4	16.0	8.9	right P/4	16.7	9.6
right M/1	17.3	10.3	right M/1	16.6	10.2
right M/2	19.3	11.8	right M/2	20.4	12.3
right M/3	27.5	12.2			
Mandible Nr M 8428	Length	Width	Mandible without Nr	Length	Width
right M/2	19.2	12.3	right P/4	15.4	8.3
right M/3	31.2	13.8	right M/1	16.4	9.8
right M/2	19.3	12.3			
Isolated right M/3	Length	Width	Mandible Nr 46508	Length	Width
(associated with the above mandible)			right M/3	33.4	15.8
Nr 44101	27.2	12.3			
Mandible Nr 46349	Length	Width	Mandible Nr 46512	Length	Width
right P/2	12.5	7.4	right P/4	14.9	8.9
right P/3	16.7	8.8	right M/1	–	–
right P/4	17.0	9.9	right M/2	18.2	13.2
right M/1	17.2	10.3	right M/3	28.3	14.2
Mandible Nr 11949	Length	Width	Mandible without Nr	Length	Width
right D/4	19.3	8.3	left M/1	17.1	10.8
right M/1	17.6	10.1	left M/2	18.9	13.3
left M/3	30.7	14.2			

Isolated right M/3	Length	Width
	30.8	15.2

Isolated right M/1	Length	Width
	17.1	9.4
(enamel lacking)		

Isolated right P3/	Length	Width
	14.2	10.8

Isolated left M2/	Length	Width
	21.4	23.5

Isolated left M3/	Length	Width
(44079)	26.2	27.9
right M1/	21.1	19.5

Palate Nr 46352	Length	Width
left P4/	11.3	16.4
left M1/	17.4	18.5
left M2/	21.4	24.5

Isolated left M/1	Length	Width
	16.5	10.4

Mandible Nr 46510	Length	Width
left M/3	32.3	14.2

Isolated right M2/	Length	Width
	20.7	24.8

Isolated left M2/	Length	Width
	21.4	24.6

Palate without Nr	Length	Width
right P4/	13.0	15.3

Palate Nr 44135	Length	Width
left M2/	19.6	21.1
left M3/	20.8	22.6

Bothriogenys gorringei (NHML)

Mandible Nr M8881	Length	Width
right I/3	8.4	6.5
right P/2	15.5	9.8
right P/3	18.9	11.6
right P/4	19.3	13.2
right M/1	18.9	12.8
left M/1	18.7	12.3
right M/2	22.8	16.2
left M/2	21.8	15.4
right M/3	34.4	18.7
left M/3	35.0	18.7

Mandible Nr 9462	Length	Width
left M/2	21.3	13.4
left M/3	26.9	14.7

Mandible Nr 10350	Length	Width
left D/3	15.1	6.4
left D/4	21.4	8.3
left M/1	18.3	10.7

Mandible Nr 8505B	Length	Width
left P/4	17.8	10.2
left M/1(trigonid)	–	8.8
left M/2	19.8	12.8
left M/3	31.3	14.2

Mandible Nr 8506A	Length	Width
right M/2	22.3	13.4
right M/3	34.3	15.5

Mandible Nr 8506B	Length	Width
left M/3	31.6	14.8

Mandible Nr M8506B	Length	Width
left M/1	15.3	9.9
left M/2	18.9	11.4
left M/3	26.3	13.5

Isolated right P/2	Length	Width
Nr M8428	14.0	7.3

Mandible Nr M10351	Length	Width
right D/4	23.6	8.4
right M/1	17.7	10.5

Mandible Nr 8428	Length	Width
right M/2	18.1	12.4
right M/3	30.4	13.4

Mandible Nr 8505A	Length	Width
right P/4	18.3	9.9
right M/2	21.7	13.9
right M/3	34.5	15.8

Mandible Nr 8427	Length	Width
left P/3	16.4	10.9
left P/4	17.8	11.4
left M/1	17.8	–
left M/2	20.2	13.5

Mandible Nr 8428	Length	Width
left P/4	16.4	8.8
(badly preserved)		

Bothriogenys fraasi (SMNS)

Mandible Nr 11948	Length	Width
right D/2	12.8	6.6
right M/1	17.7	11.4
right M/2	23.2	14.7

Mandible Nr 44081	Length	Width
left M/1	16.8	11.3
left M/2	21.8	15.3
left M/3	34.7	17

Mandible Nr 44174	Length	Width
(very worn)	right P/4	21.2
left P/2	–	8.6
left P/3	16.4	10.8
left P/4	20.0	12.5
left M/1	20.4	–
left M/2	>23.8	–
left M/3	32.0	–

Mandible Nr 44176	Length	Width
13.3		
right M/1	18.2	12.4
right M/2	22.9	>14.7
right M/3	38.0	>16.2

Mandible Nr 46509	Length	Width
right M/2	21.8	14.8
right M/3	31.6	17.4

Mandible Nr 46514	Length	Width
right M/1	17.5	9.4
right M/2	21.8	13.3
right M/3	–	15.0

Skull Nr 44175	Length	Width
right P1/	16.3	11.3
left P1/	15.2	10.0
right P2/	15.5	12.0
left P2/	15.8	13.2
right P3/	17.1	18.3
left P3/	18.1	17.7
right P4/	15.8	19.4
left P4/	16.3	19.1
right M1/	21.8	22.9
left M1/	22.4	22.7
right M2/	26.7	29.7
left M2/	27.4	29.3
right M3/	30.2	32.9
left M3/	31.3	34.3

Palate Nr 46513	Length	Width
right M1/	22.4	22.4
right M2/	25.8	27.5
left M2/	24.9	27.1

Bothriogenys fraasi (NHML)

Skull Nr M10186	Length	Width
left P1/	15.4	10.3
right P1/	15.8	10.2
left P2/	18.3	12.9
right P2/	17.7	14.6
left P3/	21.2	16.1
right P3/	20.8	16.5
left P4/	16.0	20.4
right P4/	16.3	19.8
left M1/	22.9	23.7
right M1/	23.9	23.0
left M2/	29.5	28.5
right M2/	28.8	28.9
left M3/	31.3	32.5
right M3/	30.8	32.8

Mandible Nr 9462	Length	Width
right P/3	18.0	9.6
right P/4	22.5	10.8
right M/1	18.5	11.5
right M/2	23.8	14.8
right M/3	35.0	15.9

Bothriogenys rugulosus (SMNS)

Mandible Nr 12636b	Length	Width
left P/3	12.5	7.8
left P/4	14.6	8.4
left M/1	11.3	–
left M/2	15.6	10.3
left M/3	26.7	12.7

Mandible Nr 12636a	Length	Width
left M/2	16.3	11.9
left M/3	25.9	13.3

Mandible Nr 46512	Length	Width
right M/3	27.8	13.1

Mandible Nr 44137	Length	Width
right M/2	16.8	11.7
right M/3	26.6	12.7

Palate Nr 44134	Length	Width
left P1/	11.6	6.9
left P2/	13.5	8.9

Mandible without Nr	Length	Width
right M/2	18.2	11.5

Isolated left M/3	Length	Width
	12.3	–

Palate Nr 44133	Length	Width
left P4/	11.5	15
left M1/	16.3	16.8
left M2/	20.4	20.7

Palate Nr 44136	Length	Width
left M1/	16.8	16.5
left M2/	19.2	18.1
left M3/	19.3	20.4

Bothriogenys rugulosus (NHML)

Maxilla Nr 9243	Length	Width
right M2/	16.3	16.0 (part of parastyle and mesostyle lack)
right M3/	18.3	19.8

Maxilla Nr 8425	Length	Width
right P3/	15.9	12.2
right P4/	12.8	16.4
right M1/	–	–
right M2/	20.5	–
right M3/	25.2	25.1 (min.)

Maxilla Nr 8423	Length	Width
right P3/	16.4	12.7
right P4/ (ling. broken)	13.1	14.3
right M1/	16.8	18.3
right M2/	21.8	22.5
right M3/	24.6	24.5

Maxilla Nr 8424	Length	Width
left P4/	12.3	14.3
right P4/ (broken)	12.4	14.1
left M1/	17.9	17.8
right M1/	16.7	17.6
left M2/	21.8	22.9
right M2/	21.7	21.5
right M3/	23.9	24.6

Maxilla Nr 8423	Length	Width
left M3/	24.4	24.9

Bothriogenys andrewsi (SMNS)

Isolated right D/4	Length	Width
Nr 44084	24.9	10.5

Isolated right M/3	Length	Width
Nr 44087	43.8	19.0

Isolated right M2/	Length	Width
Nr 44086	29.5	31.3

Isolated right M2/	Length	Width
	–	30.4

4. Comparisons with the Asian species of *Bothriogenys*

Outside North Africa, the genus *Bothriogenys* has also been described in the lower Oligocene of Xiaotun (Yunnan Province, south China) and of Baishuicun (Shanxi Province, northeast China) by CHOW (1958) and XU (1962), and from the late Eocene of Thailand (DUCROCQ 1992, 1994a, in press). CHOW previously described the fossils as *Hyoboops hui*, and later XU referred this species to the genus *Brachyodus*. More recently, DINEUR (1981) provisionally assigned this material to the genus *Bothriogenys* on the basis of its molar morphology. CHOW & CHANG (1960) also referred dental material from the lignite beds of Shiping (Gui-zhou Province) to an anthracothere close to *Brachyodus*. This material consists of a fragmentary upper molar and an isolated P^4. According to the illustrations, these teeth belong to two distinct species, and the upper premolar is probably a P^3 of an *Anthracotherium*-like mammal on the basis of its morphology, size and lack of well developed crests. The upper molar only preserves the lingual half, but reminds the corresponding upper teeth of *Bothriogenys*.

XU (1962) referred to a fragmentary maxilla with the posterior part of M^2 and a complete M^3, and a fragmentary lower jaw preserving M_2-M_3 and an isolated M_3 from Lunan (Yunnan Province) to *Brachyodus hui*. I follow here the opinion of DINEUR (1981) and refer the Chinese material figured by XU to *Bothriogenys*. The Chinese anthracothere is about the size of *B. fraasi*, but the M^3 from Lunan (Vm 0028) differs from that of all species from the Fayum in its more lingually salient mesial lobe and in its metacone with more widely open mesial and distal arms. The Chinese lower molars (Vm 0050) also display the characteristic Y form of the prehypocristid, and the labially salient external cusps as in *B. fraasi*, but in a general way, these Asian molars have a weaker cingulid and a wider mesial part of the trigonid. In general, the molars described as *Brachyodus hui* strongly remind those of *Bothriogenys fraasi* by their dimensions and their structure.

The *Bothriogenys* species that has been found in the late Eocene lignite beds of south Thailand is known by its almost complete dentition and therefore deserves further consideration. Its complete description and illustrations are included in a monograph on anthracotheres from Thailand actually in press (DUCROCQ in press). However, it is necessary, for the better understanding of this study, to give here the systematic paleontology of this species.

Bothriogenys orientalis n. sp.

Holotype: Almost complete skull with left P^1-M^3 and right P^2-M^3 (TF 2633), associated with two lower jaws preserving right and left P_1-M_3 (TF 2634 and TF 2635); Collections of the Department of Mineral Resources, Bangkok.

Formation: Bang Pu Dam lignite mine, Krabi basin, southern Thailand. Clay level underlying the main lignite seam (Formation B2), late Eocene (BRISTOW 1991).

Diagnosis. – Bothriodontine anthracothere about the size of *Bothriogenys fraasi* from the Fayum. *B. orientalis* differs from all Fayum species in its P^4 with less vertical labial wall of the paracone, its upper molars lacking a lingual cingulum, its caniniform P_1, and in its horizontal ramus lacking a downturned angular process under M_3. Differs from *Bothriogenys hui* from China in its upper molars with weaker parastyle and lacking a lingual cingulum. The astragalus of *B. orientalis* can be distinguished from that of the African species by its more slender outline.

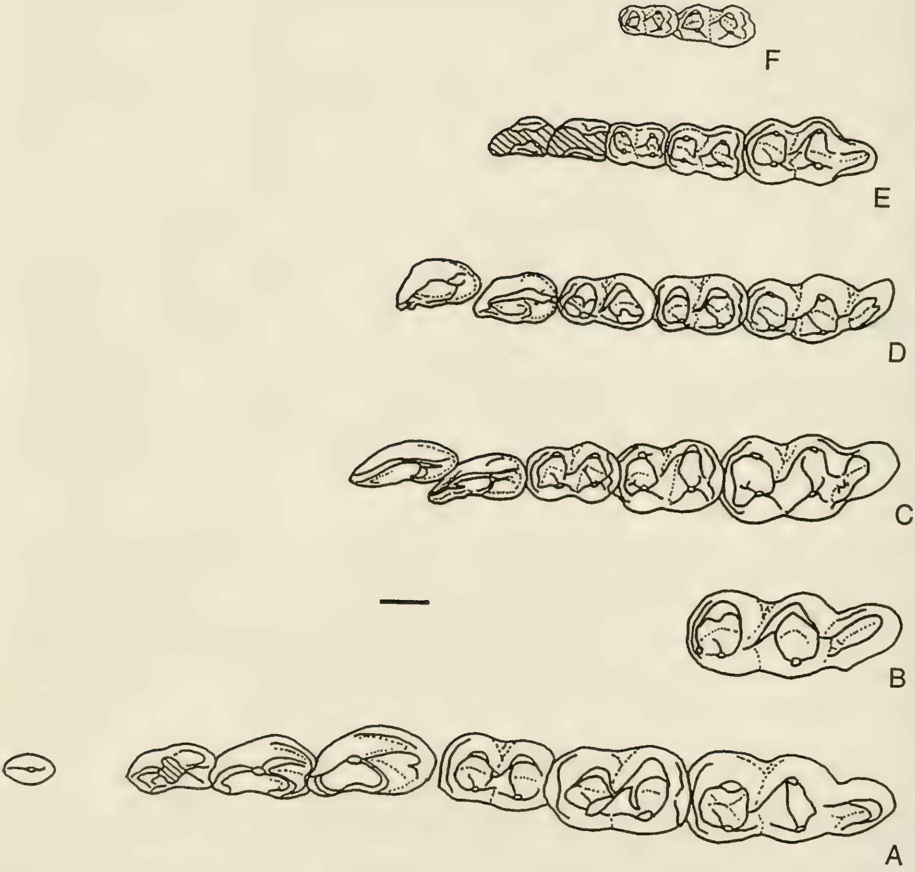


Fig. 11. Comparison of lower tooth rows in different species of *Bothriogenys*. A: *Bothriogenys* from Krabi, B: *B. andrewsi*, C: *B. fraasi*, D: *B. gorringei*, E: *B. rugulosus*, F: *Qatraniodon parvus* (only known by M_1-M_2). Scale bar = about 10 mm.

For lower teeth, right lower tooth rows of *Bothriogenys* from Krabi: TF 2634; *B. andrewsi*: M_3 44087 (SMNS); *B. fraasi*: composite drawing with mandibles 44081 (SMNS) and 9462 (NHML); *B. gorringei*: cast of mandible 8881 (NHML); *B. rugulosus*: composite drawing from mandibles 12636a and 12636b (both inversed and SMNS); *Q. parvus*: C 8821.

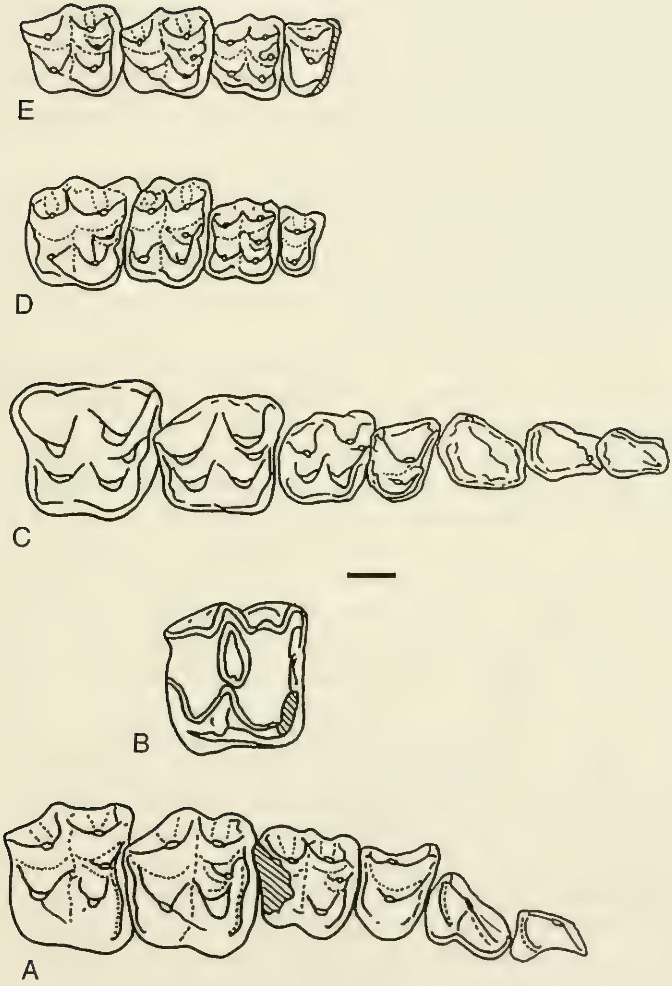


Fig. 11. (Continued). Comparison of upper tooth rows in different species of *Bothriogenys*. A–E: same as left side.

For upper teeth, right upper tooth rows of *Bothriogenys* from Krabi (A): TF 2633; *B. andrewsi* (B): M^2 Nr 46353 (SMNS); *B. fraasi* (C): skull 10186 (NHML); *B. gorringei* (D): composite drawing from maxillae 44079 (inversed) and 46352 (both SMNS); *B. rugulosus* (E): composite drawing from maxillae 44136 and 44133 (both SMNS).

The four recognized species of *Bothriogenys* from the Fayum fauna are morphologically very close to the Thai species described from the Krabi basin in southern Thailand (Ducrocq 1992, in press). As a whole, the Asian and African forms differ in relatively weak dental features: more slender and mesiodistally compressed parastyle and mesostyle, more developed lingual cingulum, lingual cusps somewhat more labially slanted and more laterally compressed paracone in the Fayum species.

More complete comparisons can be made with *B. fraasi* for which two almost complete skulls (Nr 44 175 and M 10 186) are housed in the Collections of the SMNS and of the NHML. The Asian and African species display about the same size, but several small differences can be pointed out. In ventral view, *Bothriogenys orientalis* possesses slightly lingually concave upper tooth rows when they are straight in *B. fraasi*. In addition, the anterior palatal foramina open in front of the distal wall of P^3 in *B. fraasi*, and these structures are almost not visible in the Asian species but it seems that they open in front of the mesial or distal wall of P^4. In dorsal view, the posterior zygomatic root arises somewhat behind the junction of the frontal crests in *B. fraasi*, and it begins at the level of the junction of these crests in the Thai species. In addition, the anterior rim of the orbite is above the mesial wall of M^2 in *B. orientalis*, and it is above the distal wall of the same tooth in *B. fraasi*.

Concerning the teeth, minor differences can be observed between the African and the Asian species (fig. 11). In general, the molar and premolar patterns of both taxa are very close and the main differences are the followings: in *B. fraasi*, the lingual cingulum is stronger and more complete on the upper molars, the parastyle is larger and more salient, and the lingual and labial cusps are slightly more vertical than in the Asian species. In the latter, the outer wall of the P^4 is more labially concave (it is straighter in *B. fraasi*), the lingual cingulum is more developed in the African species and there is a very slight crest that goes from the apex of the protocone down to the distolingual corner of the tooth that is absent in *B. orientalis*. The P^3 displays the same structure in both forms but the lingual wall of this tooth is straight in *B. fraasi* and concave in the Asian form. The same observations can be made for the P^2. The P^1 is weakly reduced with respect to P^2 but it displays the same morphology in *B. fraasi*. In the Thai *Bothriogenys*, this tooth is very simplified, it is not triangular in occlusal view and it is blade-shaped.

The mandible of *B. fraasi* is more curved under the tooth row and the symphysis only reaches the anterior wall of P_1 (the anterior wall of P_2 in the Thai species). The mesiolingual spur of P_2 is weaker in *B. fraasi*. In addition, the M_1 and M_2 are comparatively shorter in the Fayum species. Also, the premolar row is longer in *B. orientalis*, with a longer diastema between P_2 and P_1.

B. andrewsi is the largest species of *Bothriogenys*. It is slightly larger than the Thai species and differs from it in its better developed lingual cingulum, its more labially situated metastyle and its slightly more lingually slanted labial wall of the labial cusps on upper molars. The most noticeable feature of its P^4 is the much more developed mesiolabial corner of the tooth than in *B. orientalis*. The only known lower teeth of *B. andrewsi* are isolated D_4 and M_3. The M_3 is about the same size than that of the Thai species, but with a slightly more wrinkled enamel, and a more distolabially orientated hypoconulid. In addition, the trigonid is lingually slightly open in *B. andrewsi* while it is closed in *B. orientalis*, but this difference might likely be due to the difference of wear in the two teeth.

Schmidt (1913) noted that *B. rugulosus* can be distinguished from the other species by its strongly crenulated enamel and by its very steep labial cusps on the upper molars. These features also distinguish the African and the Asian forms. The P^2 of *B. rugulosus* (Nr 44 134) is more curved than that of the Thai *Bothriogenys* in occlusal view and its lingual and labial cinguli are better developed. In addition, the apex of the crown is situated above the anterior root whereas it is above the space between the two roots in *B. orientalis*. The same remarks can be made for the P^1 of the two species. The P^4 of the African form displays a stronger lingual cingulum and a straighter labial wall than in the Thai species. On the upper molars, the lingual cingulum is better developed, the metastyle on M^3 is more distolabially salient and the labial cusps are in a more vertical position in *B. rugulosus*.

B. rugulosus also displays a more curved mandible, a much more wrinkled enamel and a stronger labial cingulid on its lower molars than in the Thai *Bothriogenys*. Also, the lingual basal crest of the P_3-P_4 of *B. rugulosus* does not occur in the Asian form.

On the P^3 of *B. gorringei*, the distal crest labially curves, its apex is more mesially situated and its talon is slightly weaker than in *B. orientalis*. The P^4 of *B. gorringei* displays a much stronger distal cingulum, but its parastyle is more salient than its mesostyle thus resembling the corresponding tooth of the Thai species. In upper molars, the lingual cingulum is stronger and the labial styles are more labially salient in *B. gorringei*.

B. gorringei also displays a more dorsoventrally curved mandible with a longer retromolar space behind M_3. Its P_2 bears a strong lingual crest that joins the lingual cingulum and the apex of the tooth. Also, the P_3 of *B. orientalis* displays a double distal crest that remains on its posterior face; in *B. gorringei* the distal crest divides at mid-height of the distal face and its lingual part extends on the lingual face to join a strong enamel shelf that runs along the whole base of the crown. This lingual crest is oblique on the P_4 of *B. gorringei* and it is horizontal and parallel to the base of the crown in the Thai species.

Finally, a feature that distinguishes the four African species and the Asian form is the absence in the latter of a diastema between P_3 and P_2, although it can be very short in the Fayum forms (for example in the mandible Nr 44 174 of *B. fraasi* or in the mandible Nr M8881 of *B. gorringei*).

As a whole, the molar structure of the Fayum species is very similar with that of *B. orientalis*. The differences in the dental structure (lingual cingulum, styles, transversely compressed paracone and slope of the labial cusps on upper molars, lower molars with somewhat higher cusps, occurrence of a distinct diasteme between P_3 and P_2 and structure of the lower premolars) that can be pointed out in the African species suggest that they likely derive from the Thai form. An origin from the Chinese taxa listed above must also be considered, but the scarceness of the Chinese material does not allow to go further in this hypothesis. In addition, some of these differences are so tenuous that a short time might have separated *B. orientalis* and the species from Egypt. An independent parallel development of the Asian and African species is not likely because convergence cannot sufficiently explain the strinkingly close relations between the two groups.

5. Phylogenetic relationships

According to SCHMIDT (1913), *B. rugulosus* is the smallest and the most primitive species. It is also characterized by strong rugose sculptures of the enamel, and by the low but steep external cusps of upper molars. *B. gorringei* and *B. fraasi* can be distinguished mainly by the position and size of the diastema. *B. gorringei* displays a diastema before and behind the P_1, and between P_2 and P_3; *B. fraasi* has a diastema only before P_1.

The different species from North Africa are very close to that from Thailand. A South Asian origin of the Fayum anthracotheres seems now well established on the basis of the morphological and structural similarities observed on the dental material.

Nevertheless, it is difficult to propose a coherent set of characters for the species of *Bothriogenys* because the latters are very close each others. In addition, some features that could be used seem to reflect a more or less important degree of wear of the crown rather than a primitive or evolved state. That is the case, for example, of the preentocristid (the mesiolabial crest of the entoconid) on the lower molars. This crest can either join the cristid obliqua (the mesiolingual crest of the hypoconid) in the middle of the transverse valley, or it can join a small mesiolingual crest parallel to the cristid obliqua that descends from the apex of the hypoconid. In fact, the second situation only occurs in specimens of *Bothriogenys* which have fresh and unworn teeth, contrary to what is observed in the European species of *Elomeryx* (HELLMUND 1991).

However, I selected 14 dental characters that define four species of the Fayum anthracotheres (*B. gorringei*, *B. rugulosus*, *B. fraasi* and *B. andrewsi*) and the species from Thailand. The anthracotheres from China and the species *parvus* have not been included in the study because they are too poorly known, and/or because their generic status is not known with certainty. As outgroup, I chose the species *Siamotherium krabiense* from the late Eocene locality of Krabi, which is considered the most primitive anthracothere so far known (SUTEETHORN et al. 1988).

The computer processing of data was made with the PHYLIP program set (PHYLogeny Inference Package) by Joseph Felsenstein of the Department of Genetics, University of Washington, Seattle, Washington, U.S.A., using PENNY. PENNY is a programm which finds all the most parcimonious trees through the use of the 'branch and bound' search algorithm (GROVES & PATERSON 1991). The dental characters have been translated into derived (1) and primitive (0) features (Annex, table 2), and the characters have been considered irreversible.

On three trees out of six provided by the program PENNY, *B. rugulosus* is the sister-taxon of *Siamotherium*, the smallest and most conservative anthracothere from Thailand. Although *B. rugulosus* can be considered the most primitive species of *Bothriogenys*, it is not related to other African taxa on trees 1, 2, and 3 (fig. 12). To the contrary, trees 4, 5, and 6 indicate a direct relationship between *Siamotherium* and the Thai species of *Bothriogenys*, and the Fayum taxa form a monophyletic group. However, the relationships between *B. fraasi*, *B. andrewsi and B. gorringei* are identical on trees 1 and 4, 2 and 5, and on 3 and 6.

On all trees, characters 1 (length of symphysis) and 9 (development of premetacristid on lower molars) appear three times in the different phylogenies. These characters can therefore be regarded as homoplasies because they seem to be unreliable

CHARACTERS	*B. gorringei*	*B. rugulosus*	*B. fraasi*	*B. andrewsi*	*B*. Krabi	*Siamoth.*
1. Length of symphysis (1: reaches P/1; 0: shorter)	1	1	0	?	1	1
2. Diastema between P/3 and P/2 (1: yes; 0: no)	1	1	1	?	0	1
3. Diastema between C and P/1 >> diastema between P/1 and P/2 (1: yes; 0: no)	1	1	1	?	0	0
4. Metaconid on P/3 (1: yes; 0: no)	1	0	0	?	0	0
5. Metaconid on P/4 (1: yes; 0: no)	1	1	1	?	1	0
6. Y prehypocristid on lower molars (1: yes; 0: no)	0	1	1	0	0	0
7. Strong increase of size from M/1 to M/3 (1: yes; 0: no)	1	0	1	?	1	1
8. Marked labial cingulid on P/4 (1: yes; 0: no)	1	0	1	1	0	0
9. Premetacristid of lower molars well developed (1: yes; 0: no)	0	1	1	0	1	1
10. Cristid obliqua high (1) or low (0) on fresh lower molars	1	0	1	1	1	1
11. Upper molars wider than long (1: yes; 0: no)	1	0	1	1	1	1
12. Mesial crest of paracone and labial crest of metacone directed respectively mesiolabially and distolabially (1: yes; 0: mesially and distally)	1	0	1	1	1	0
13. Labial cingulum of upper molars continuous (1: yes; 0: no)	1	1	1	1	0	1
14. Parastyle of upper molars tends to be more salient than mesostyle (1: yes; 0: no)	1	0	0	0	0	0

Tab. 2. Dental characters used in the phylogenetical study of *Bothriogenys*, and their correspondance in apomorphy (1) and plesiomorphy (0).

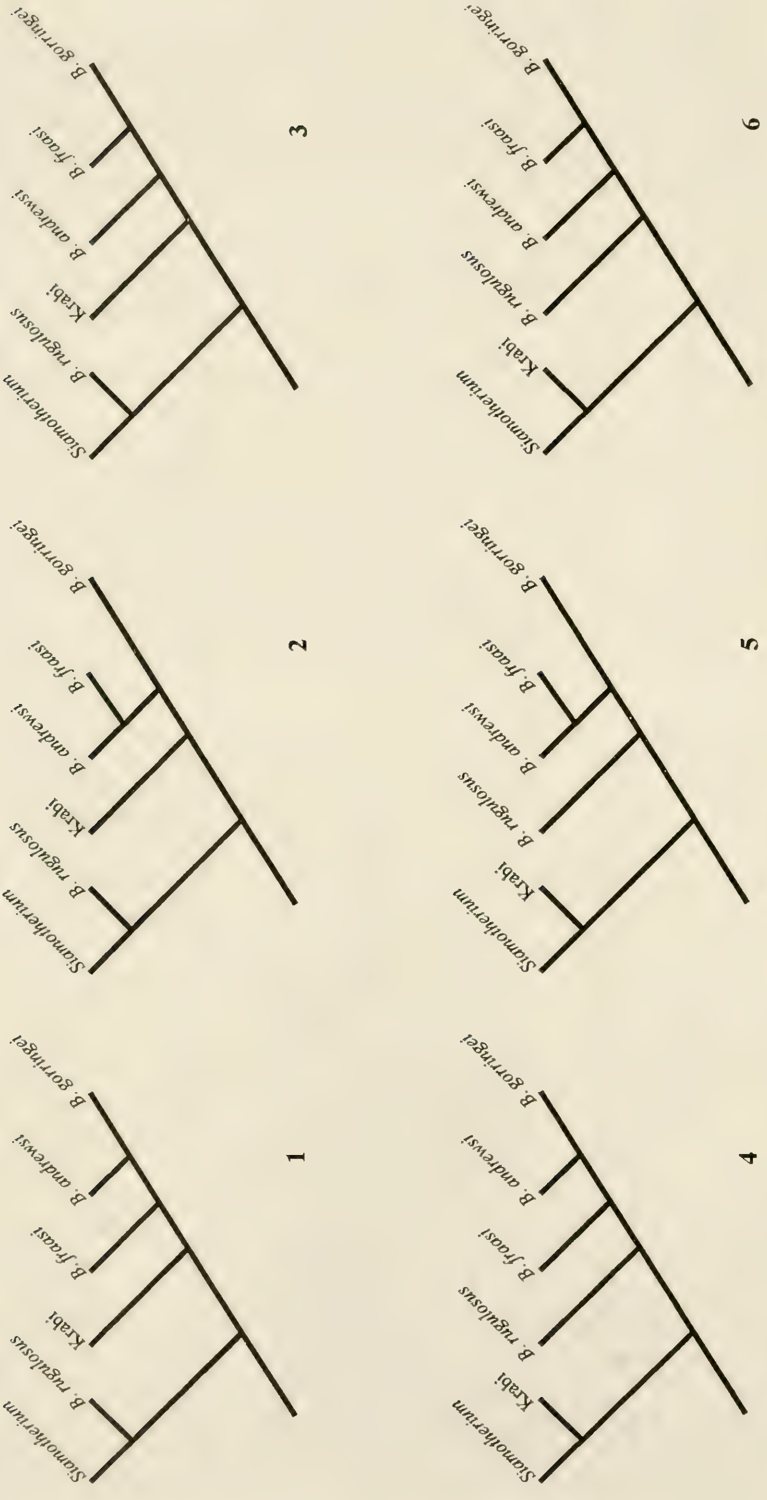

1
Siamotherium
B. rugulosus
Krabi
B. fraasi
B. andrewsi
B. gorringei
2
Siamotherium
B. rugulosus
Krabi
B. andrewsi
B. fraasi
B. gorringei
3
Siamotherium
B. rugulosus
Krabi
B. andrewsi
B. fraasi
B. gorringei
4
Siamotherium
Krabi
B. rugulosus
B. fraasi
B. andrewsi
B. gorringei
5
Siamotherium
Krabi
B. rugulosus
B. andrewsi
B. fraasi
B. gorringei
6
Siamotherium
Krabi
B. rugulosus
B. andrewsi
B. fraasi
B. gorringei

Fig. 12. Most parcimonious phylogenetical trees for the genus *Bothriogenys* (see explanations in text).

indicators for these phylogenies. On the other hand, characters 4 (metaconid on P_3), 8 (labial cingulid on P_4), 12 (orientation of crests on upper molars) and 14 (relative size of parastyle and mesostyle on upper molars) appear once only on trees 1 to 3, and thus are regarded by the program PENNY as the best and more reliable characters. Such characters on trees 4 to 6 are number 3 (diastema between C and P_1), 4, 8, and 14 which also occur once.

All trees presented in fig. 9 required 26 steps and thus are all the most parcimonious..In a general way, the trees 1 to 3 are not consistent with the paleobiogeographical distribution of the anthracotheres selected here. In a morphological point of view, *Siamotherium* is too much specialized to have given rise to the African species, and is more closely related to Asian taxa (Ducrocq 1994a). *B. rugulosus* is obviously closer to other species of *Bothriogenys* than to the Thai small form. For these reasons, trees 1, 2, and 3 are not representative of a phylogeny of the Fayum anthracotheres and should be eliminated.

Although it is known by very few dental material, *B. andrewsi* seems to be morphologically closer to *B. gorringei* than to the other species (the occlusal outline of its lower molars, its mesiodistally developed hypoconulid lobe, its orientation of cusps rather remind those of *B. gorringei*). This leads to suppose that the tree 5, in which *B. andrewsi* and *B. fraasi* are sister-taxa, does not reflect the relationships that could have linked both species. Trees 4 and 6 therefore appear to be the most reliable with the morphological arguments discussed above. As *B. andrewsi* and *B. gorringei* display a very similar tooth structure, it is more logical to consider both species more closely related, as discussed in chapter 3. Thus, I think that tree 4 is the most representative of the phylogenetical relationships that might have occurred between the different anthracothere species from the Fayum deposits.

It must be kept in mind that somewhat different results might be obtained if the characters and/or the computer program used in the study are changed; however, the conclusions discussed here are based on the dental material that is actually available in Stuttgart and London. When additional material is found for *B. andrewsi* for example, it is possible that the interpretation of the phylogenetical relationships can be modified.

6. Paleobiogeographical relationships between South Asia and the Arabo-african area during the Paleogene

The age of the Jebel Qatrani fossil beds has never been clearly established. This formation in the Fayum (Egypt) is alternatively regarded as lower Oligocene (Gingerich 1993; Pickford et al. 1994) or Upper Eocene (Van Couvering & Harris 1991), although some authors assume that the lower part of this formation is Upper Eocene in age and its upper part is lower Oligocene (Rasmussen et al. 1992).

If the African species of *Bothriogenys* derive from the Thai form, or from a closely related but yet unknown species, one must assume that a migration from South Asia to North Africa may have occurred during a relatively short time. In addition, it is reasonable to suppose that the Arabian area was a likely stage of this migration and that the anthracotheres might have begun to radiate before invading a more western region. As a matter of fact, mammalian exchanges between the Arabo-African continent and Asia are supported by several mammal groups such as primates (for example SIMONS & BOWN 1985; THOMAS et al. 1988), anthracotheres (present work), creodonts (for example CROCHET et al. 1990), marsupials (for example CROCHET et al. 1992), and even palaeoryctid insectivores (GHEERBRANT 1990).

The Fayum fauna also strongly suggests that other mammals might have entered quite far westwards in the late Eocene. As a matter of fact, the similarities displayed by the Anthracotheriidae of the Fayum fauna and those from Thailand suggest that *Bothriogenys*, as *Anthracotherium* (DUCROCQ 1994a), has an Asian origin. Such morphological similarities cannot be regarded as convergence because the anthracotheres from Thailand are somewhat more primitive than those from Egypt and they display too many common features to assume these resemblances as convergence. Therefore, one should conclude that intercontinental migrations from Asia to Africa were likely during the late Eocene and/or the lower Oligocene, and that these faunal exchanges occurred in a relatively short time given the evolutionary stage of the anthracotheres from both areas.

According to RASMUSSEN et al. (1992: Table 28.1), the genus *Bothriogenys* might be known in the Libyan site of Zella (cited in RASMUSSEN et al. 1992) which they regard as lower Oligocene in age. Indeterminate anthracotheres have also been recorded in the Algerian locality of Nementcha dated from the late Eocene by DE BONIS et al. (1988) and from the lower Oligocene by RASMUSSEN et al. (1992). The occurrence of *Bothriogenys* in the Fayum sediments and probably also in other parts of North Africa seems therefore to indicate that these mammals were able to reach North Africa in the late Eocene from South Asia, likely through the Afro-Arabian landmass.

However, additional discoveries of anthracothere remains (among others) should be expected in the Paleogene deposits of the Arabian Peninsula. Indeed, the rich mammalian faunas already discovered in the Sultanate of Oman (THOMAS et al. 1989; GHEERBRANT et al. 1993, 1995) tend to predict further discoveries of large mammals that could display important relationships with forms from South Asia.

7. Paleoenvironment of the Fayum fauna

Anthracotheres are classically considered to have had a hippopotamid mode of life. As a matter of fact, fossil remains of these animals are often found in lignite deposits, and thus suggest that they were common in areas with swamps or lakes. Indeed, the limb bones of anthracotheres are massive and relatively short with extremities adapted for soft ground. Also, the dentition of older animals often displays a very strong degree of wear, thus indicating a diet of very abrasive vegetation. BLACK (1978: 424) moreover pointed out that the pattern of tooth wear of some anthracotheres is similar with that of the extant *Hippopotamus amphibius* (LAWS 1968).

Nevertheless, the localities from which the anthracotheres from the Fayum Depression originate are not characterized by lignite or even by coal levels. The matrix that coats and fills the fossils of the older collections from the SMNS and the NHML mainly consists of more or less consolidated fluviatile gravels and sands. RASMUSSEN & SIMONS (1992: 499) stated that the reconstructions based on geological informations and on fossil birds, invertebrates, and plants of the quarries L-41 and E (= lower part of the Jebel Qatrani Formation, Fayum Faunal Zones 1 and 2) indicated '… a tropical, swampy, near-shore environment, at least partially forested by large trees', Bown et al. (1982) and Olson & Rasmussen (1986) had previously reached similar conclusions in studying the geology and the fossil record of the formation.

Rasmussen et al. (1992) further stressed that the Eocene-Oligocene boundary is located between the Fayum Faunal Zone 2 and 3 and that the climate conditions remained relatively stable across the Eocene-Oligocene boundary with no significant changes in the fauna.

A paleoenvironmental study has been conducted by means of the cenogram method. The cenogram method developed by Legendre (1989) displays the relation between the body mass distribution for all mammal species in a community and their environment. Indeed, the vegetation density of the area occupied by a mammalian fauna seems to have an impact on the species of intermediate weight in the fauna. Thus, the structure of the cenogram is related to the general environment (structure of vegetation cover and climate) of a faunal community. The cenogram that has been constructed for the entire fauna of the Jebel Qatrani Formation is presented in fig. 13A and includes 58 mammal species (Annex, table 3). The carnivorous taxa and bats have not been included in the study (see Legendre 1989 for explanations). The hyracoids included in the faunal list used here have been selected on the basis of their recent revisions (Rasmussen & Simons 1988; Rasmussen 1989; Rasmussen & Simons 1991).

Tab. 3. List of taxa for the entire Jebel Qatrani fauna.

Rank	Log Weight	Taxa	Rank	Log Weight	Taxa
1	16.1	*Arsinoitherium andrewsi* (LP)	30	8.1	*Propliopithecus haeckeli* (UP)
2	15.7	*Palaeomastodon wintoni* (LP)	31	7.9	*Parapithecus grangeri* (UP)
3	15.2	*Arsinoitherium zitteli* (LP)	32	7.3	*Parapithecus fraasi* (UP)
4	15.0	*Palaeomastodon beadnelli* (LP)	33	7.2	*Apidium phiomense* (UP)
5	13.6	*Moeritherium lyonsi* (LP)	34	7.2	*Afromonius dieides* (LP)
6	12.7	*Bunohyrax major* (LP)	35	7.1	*Oligopithecus savagei* (LP)
7	12.2	*Bothriogenys andrewsi* (LP, UP)	36	6.9	*Metoldobotes stromeri* (UP)
8	12.1	*Megalohyrax eocaenus* (LP, UP)	37	6.8	*Serapia eocaena* (LP)
9	12.0	*Bunohyrax fajumensis* (LP, UP)	38	6.6	*Plesiopithecus teras* (LP)
10	12.0	*Pachyhyrax crassidentatus* (UP)	39	6.5	*Apidium moustafai* (UP)
11	11.9	*Titanohyrax angustidens* (UP)	40	6.5	*Catopithecus browni* (LP)
12	11.7	*Bothriogenys fraasi* (LP, UP)	41	6.2	*Paraphiomys simonsi* (UP)
13	11.4	*Bothriogenys gorringei* (LP, UP)	42	6.0	*Proteopithecus sylviae* (LP)
14	11.3	*Mixtotherium mezi* (LP)	43	6.0	Lorisid indet. (UP)
15	11.2	*Geniohyus mirus* (LP)	44	6.0	Omomyid indet. (LP)
16	10.6	*Bothriogenys rugulosus* (LP, UP)	45	6.0	*Qatrania fleaglei* (UP)
17	10.4	*Qatraniodon parvum* (LP, UP)	46	5.7	*Afrotarsius chatrathi* (UP)
18	10.3	*Selenohyrax chatrathi* (UP)	47	5.6	*Herodotius pattersoni* (LP)
19	10.3	*Ragatherium aegyptiacum* (LP)	48	5.6	*Arsinoea kallimos* (LP)
20	9.7	*Thyrohyrax litholagus* (LP)	49	5.4	*Metaphiomys beadnelli* (UP)
21	9.6	*Saghatherium antiquum* (LP)	50	5.3	*Qatrania wingi* (LP)
22	9.3	*Saghatherium humarum* (UP)	51	5.0	*Metaphiomys schaubi* (LP)
23	9.0	*Thyrohyrax domorictus* (UP)	52	4.3	*Gaudeamus aegyptius* (LP)
24	8.9	*Aegyptopithecus zeuxis* (UP)	54	3.8	*Phiomys* aff.*paraphiomyoides*(UP)
26	8.6	*Thyrohyrax meyeri* (LP)	55	3.8	*Phiomys andrewsi* (UP)
27	8.5	*Ptolemaia lyonsi* (LP)	56	3.2	*Phiomys paraphiomyoides* (UP)
28	8.2	*Propliopithecus chirobates* (UP)	57	2.6	*Phiocricetomys minutus* (UP)
29	8.1	*Moeripithecus markgrafi* (UP)	58	2.6	*Phiomys lavocati* (LP)

In the cenogram of the entire Jebel Qatrani fauna (fig. 13 A), the microfauna (weight < 500 g) is well represented, and the large mammals (weight > about 6 kg) are abundant. In addition, the middle sized taxa (weight comprised between 500 g and 5–6 kg) are also well represented. This structure suggests a forested environment submitted to wet and hot climatic conditions, thus a tropical environment. Also, the structure of the cenogram of the Jebel Qatrani mammalian community is similar to that of the cenograms constructed for extant fauna living in tropical forests of Asia and of South America (Legendre 1989).

Rasmussen et al. (1992) suppose that the barite sandstone bed situated between the Fayum Faunal Zones 2 and 3 indicates the Eocene-Oligocene boundary in the

Tab. 4. List of taxa of the lower part of the Jebel Qatrani Formation.

Rank	Log Weight	Taxa	Rank	Log Weight	Taxa
1	16.1	*Arsinoitherium andrewsi*	18	9.6	*Saghatherium antiquum*
2	15.7	*Palaeomastodon wintoni*	19	8.9	*Saghatherium bowni*
3	15.2	*Arsinoitherium zittelli*	20	8.6	*Thyrohyrax meyeri*
4	14.9	*Palaeomastodon beadnelli*	21	8.5	*Ptolemayïa lyonsi*
5	13.6	*Moeritherium lyonsi*	22	7.2	*Afromonius dieides*
6	12.7	*Bunohyrax major*	23	7.1	*Oligopithecus savagei*
7	12.2	*Bothriogenys andrewsi*	24	6.8	*Serapia eocaena*
8	12.1	*Megalohyrax eocaenus*	25	6.6	*Plesiopithecus teras*
9	12.0	*Bunohyrax fajumensis*	26	6.5	*Catopithecus browni*
10	11.7	*Bothriogenys fraasi*	27	6.0	*Proteopithecus sylviae*
11	11.4	*Bothriogenys gorringei*	28	6.0	Omomyid indet.
12	11.3	*Mixtotherium mezi*	29	5.6	*Herodotius pattersoni*
13	11.2	*Geniohyus mirus*	30	5.5	*Arsinoea kallimos*
14	10.6	*Bothriogenys rugulosus*	31	5.3	*Qatrania wingi*
15	10.4	*Qatraniodon parvum*	32	5.0	*Metaphiomys schaubi*
16	10.3	*Ragatherium aegyptiacum*	33	4.3	*Gaudeamus aegyptius*
17	9.7	*Thyrohyrax litholagus*	34	2.6	*Phiomys lavocati*

Tab. 5. List of taxa of the upper part of the Jebel Qatrani Formation.

Rank	Log Weight	Taxa	Rank	Log Weight	Taxa
1	12.2	*Bothriogenys andrewsi*	17	7.9	*Parapithecus grangeri*
2	12.1	*Megalohyrax eocaenus*	18	7.3	*Parapithecus fraasi*
3	12.0	*Bunohyrax fajumensis*	19	7.2	*Apidium phiomense*
4	12.0	*Pachyhyrax crassidentatus*	20	6.9	*Metoldobotes stromeri*
5	11.9	*Titanohyrax angustidens*	21	6.5	*Apidium moustafai*
6	11.7	*Bothriogenys fraasi*	22	6.2	*Paraphiomys simonsi*
7	11.4	*Bothriogenys gorringei*	23	6.0	Lorisid indet.
8	10.6	*Bothriogenys rugulosus*	24	6.0	*Qatrania fleaglei*
9	10.4	*Qatraniodon parvum*	25	5.7	*Afrotarsius chatrathi*
10	10.3	*Selenohyrax chatrathi*	26	5.3	*Metaphiomys beadnelli*
11	9.3	*Saghatherium humarum*	27	4.1	*Peratherium africanus*
12	9.0	*Thyrohyrax domorictus*	28	3.8	*Phiomys* aff. *paraphiomyoides*
13	8.7	*Aegyptopithecus zeuxis*	29	3.8	*Phiomys andrewsi*
14	8.2	*Propliopithecus chirobates*	30	3.2	*Phiomys paraphiomyoides*
15	8.1	*Moeripithecus markgrafi*	31	2.6	*Phiocricetomys minutus*
16	8.1	*Propliopithecus haeckeli*			

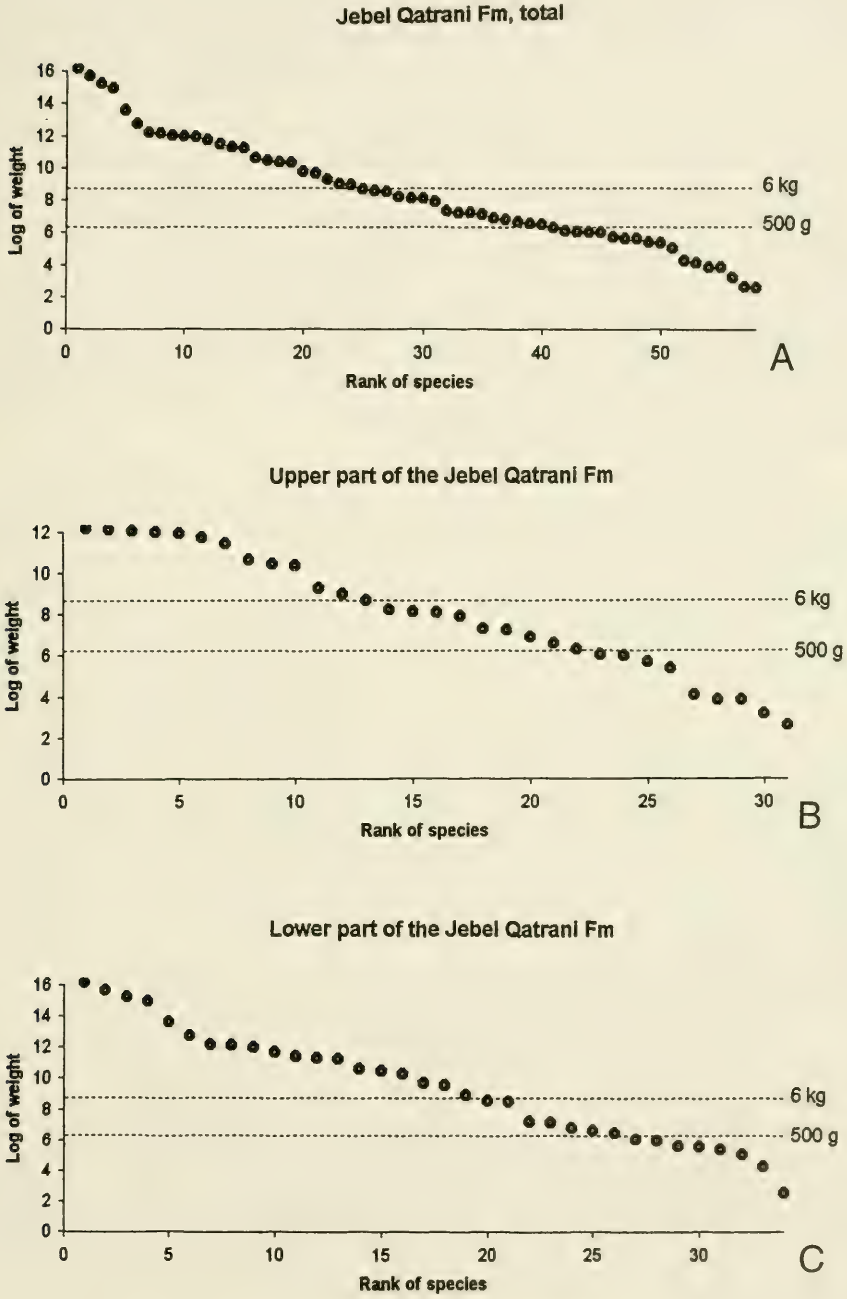


Fig. 13. Cenograms of the Jebel Qatrani Formation fauna. A: total; B: upper part; C: lower part. For explanations see text.

Jebel Qatrani Formation. I therefore have constructed two additional cenograms. The first one includes all species which occur in the Fayum Faunal Zones 1 and 2 (for example in quarries L-41, A, B, E), under the hypothetical Eocene-Oligocene boundary (Annexe, table 4), and the second one comprises the species known in the Fayum Faunal Zones 3 and 4 (for example in quarries G, I, M, V) above the barite sandstone level (Annexe, table 5). The occurrence of mammalian taxa has been inferred from recent contributions about Fayum mammals (SIMONS & RASMUSSEN 1990, RASMUSSEN et al. 1992 for a general review, SIMONS et al. 1986, 1994, 1995 for the primates, RASMUSSEN & SIMONS 1988, RASMUSSEN 1989 and RASMUSSEN & SIMONS 1991 for the hyracoids, WOOD 1968 for the rodents). Several taxa occur in both lower and upper Fayum Faunal Zones. The two cenograms presented in fig. 13B and C display the same structure with that of the cenogram constructed for the whole Jebel Qatrani Formation, with an abundance of small, middle sized and large mammals. The lower and upper part of the Jebel Qatrani Formation therefore indicate a tropical environment (pattern of vegetation and of annual rainfall and temperature). This situation leads to two distinct interpretations:

1. – RASMUSSEN et al. (1992: 563) stressed that the climate in North Africa remained relatively stable across the Eocene-Oligocene boundary, and that there were no dramatic faunal changes during this period. RASMUSSEN et al. (1992) further argued that the stable climate during the Paleogene of North Africa allowed for the maintenance of mammals, birds and plants. However, this situation seems to be rather common in tropical environments (see for example DUCROCQ et al. 1992, 1993, in press). Moreover, the climatic changes (cooling and increased aridity) associated with the extinctions of floras and both land and marine faunas at the Eocene-Oligocene boundary are known to have had a global extension (BERGGREN & PROTHERO 1992). In that case, why would have Africa contrasted with other continental areas in maintaining a stable tropical climate across the Eocene-Oligocene boundary? Nevertheless, it could be suggested that the barite sandstone does not represent the Eocene-Oligocene boundary. In addition, the anthracotheres studied here do not display any changes in their dental evolutionary stage that could reflect a change in their diet or in their environment, as is the case in Europe or North America at the Eocene-Oligocene boundary.

2. – If one follows the opinion of GINGERICH (1993) according to which the entire Jebel Qatrani Formation is Oligocene in age, both cenograms presented in fig. 13B and C correspond to a tropical environment that occurred during the Oligocene, and would suggest that a rather closed habitat submitted to a tropical climate occurred in North Africa during the Oligocene. This is in opposition to the classical view of an Oligocene gradual cooling admitted by the scientific community (see BERGGREN & PROTHERO 1992). However, it must be stressed that the climatic changes at the Eocene-Oligocene are seen to have been a gradually cooling primarily at high latitudes. During the Eocene-Oligocene, the Fayum region was situated slightly closer to the Equator than it is actually. As a consequence of this more southern position of North Africa, a delay in the establishment of the climatic events could have been induced.

A third solution is to consider that the entire Jebel Qatrani Formation would have been late Eocene in age, as suggested by VAN COUVERING & HARRIS (1991). The similarities of the two cenograms therefore could indicate that the mammalian faunas listed in tables 4 and 5 lived in warm and wet tropical to subtropical conditions that characterized the late Eocene. However, the derived evolutionary stage of anthracotheres and of several anthropoid primates (for example *Aegyptopithecus* and *Propliopithecus*) rather suggest that an Oligocene age is more likely for these mammals and thus for the Jebel Qatrani Formation.

8. Conclusions

The revision of the Fayum anthracothere dental material housed in Stuttgart and London led to consider only four species of the genus *Bothriogenys* out of the five described by ANDREWS & BEADNELL (1902), ANDREWS (1906), and SCHMIDT (1913). The fragmentary mandible attributed to *B. parvus* can no longer be referred to that genus on the basis of its dental structure and morphology, and is assigned to a new genus, *Qatraniodon*. No precise indications about the place of find of the fossil material can be given, but according to the geological studies it is assumed that they come mainly from the lower part of the Jebel Qatrani Formation, and that these species also occurred in the upper part, although they were less common there.

Comparisons of the Fayum material with that of a species of *Bothriogenys* known from the late Eocene of Thailand revealed close morphological and likely phylogenetical relationships between taxa of both landmasses. The phylogenetical study of the Fayum anthracotheres has demonstrated that several dental characters chosen to construct parcimonious trees likely correspond to homoplasies because they seem to have occurred several times in the evolution of the genus *Bothriogenys*. On the other hand, *B. rugulosus* appears to be the most primitive species (as stated by SCHMIDT, 1913), and *B. andrewsi* and *B. gorringei* are very closely related.

Paleobiogeographical relationships between South Asia and North Africa are likely during the late Eocene and perhaps the early Oligocene on the basis of the fossil record of both regions (anthracotheres and primates), and the Afro-Arabian landmass might have been a stage during the faunal exchanges between Asia and Africa. The paleoenvironmental investigations of the Jebel Qatrani Formation allowed to construct several cenograms that display informations about the environment in which a mammal community lived. The Fayum fauna appears to have been characterized by a forested habitat submitted to a hot and wet (tropical) climate. In addition, an early Oligocene age is proposed for the Jebel Qatrani Formation, which seems to be confirmed by the evolutive stage of the anthracotheres.

With the exception of the paleoenvironmental study, these conclusions have been assumed on the basis of the Fayum anthracotheres. In addition, I tried to take into account the data displayed by the literature available when proposing the conclusions developed here. Nevertheless, when more informations are known about the different quarries that have yielded anthracothere remains in the Jebel Qatrani Formation, it is possible that some of the results and consequences reported here can be modified.

9. References

ANDREWS, C.W. (1906): A descriptive catalogue of the Tertiary vertebrata of the Fayûm, Egypt. Based on the collection of the Egyptian Government in the Geological Museum, Cairo, and on the collection in the British Museum (Natural History). 324 pp; London (British Museum – Natural History).

Andrews, C.W. & Beadnell, H.J.L. (1902): A preliminary note of some new mammals from the Upper Eocene of Egypt. – Egypt Survey Dept., **1**: 1–9; Cairo.

Berggren, W.A. & Prothero, D.R. (1992): Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: an overview. – *In*: Prothero, D.R. & Berggren, W.A. (Eds.): Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: 1–28; Princeton (University Press).

Black, C.C. (1978): Anthracotheriidae. – *In*: Maglio, V.J. & Cooke, H.B.S. (Eds.): Evolution of African mammals: 423–434; Cambridge & London (Harvard University Press).

Bown, T.M. & Kraus, M.J. (1988): Geology and paleoenvironment of the Oligocene Jebel Qatrani Formation and adjacent rocks, Fayum Depression, Egypt. – U. S. Geol. Surv. Professional Papers, **1452**: 1–64; Washington.

Bown, T.M., Kraus, M.J., Wing, S.L., Fleagle, J.G., Tiffney, B.H., Simons, E.L. & Vondra, C.F. (1982): The Fayum primate forest revisited. – J. Human Evol., **11**: 603–632; London.

Bristow, C.S. (1991): Sedimentology of the Tertiary Krabi basin, Thailand. – Seventh Regional Conference on Geology, Mineral and Energy Resources of Southeast Asia (GEOSEA VII), Bangkok, 5–8 November 1991: 22–23 (Abstract).

Chow, M. (1958): Some Oligocene mammals from Lunan, Yunnan. – Vert. PalAsiatica, **2/4**: 263–267; Beijing.

Chow, M. & Chang, Y. (1960): Discovery of the Tertiary mammal in Kweichow. – Vert. PalAsiatica, **2/2**: 177–178; Beijing.

Coiffait, P.-E., Coiffait, B., Jaeger, J.-J. & Mahboubi, M. (1984): Un nouveau gisement à mammifères fossiles d'âge Eocène supérieur sur le versant sud des Nementcha (Algérie orientale): découverte des plus anciens rongeurs d'Afrique. – C. R. Acad. Sci., Paris, **299**: 893–898; Paris.

Colbert, E.H. (1935): Distributional and phylogenetics studies on Indian fossil mammals. Part IV: Suidae and Hippopotamidae. – Am. Mus. Nov., **799**: 1–11; New York.

– (1938): Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. – Bull. Am. Mus. nat. Hist., **74**: 255–436; New York.

Crochet, J.-Y., Thomas, H., Roger, J., Sen., S. & Al-Sulaimani, Z. (1990): Première découverte d'un créodonte dans la péninsule arabique: *Masrasector ligabuei* nov. sp. (Oligocène inférieur de Taqah, Formation d'Ashawq, Sultanat d'Oman). – C. R. Acad. Sci. Paris, **311**: 1455–1460; Paris.

Crochet, J.-Y., Thomas, H., Sen., S., Roger, J., Gheerbrant, E. & Al-Sulaimani, Z. (1992): Découverte d'un Péradectidé (Marsupialia) dans l'Oligocène inférieur du Sultanat d'Oman: nouvelles données sur la paléobiogéographie des Marsupiaux de la plaque arabo-africaine. – C. R. Acad. Sci. Paris, **314**: 539–545; Paris.

Court, N. & Hartenberger, J.-L. (1992): A new species of the hyracoid mammal *Titanohyrax* from the Eocene of Tunisia. – Palaeontology, **35**: 309–317; London.

De Bonis, L., Jaeger, J.-J., Coiffait, B. & Coiffait, P.-E. (1988): Découverte du plus ancien primate catarrhinien connu dans l'Eocène supérieur d'Afrique du Nord. – C. R. Acad. Sci., Paris, **306**: 929–934; Paris.

Dineur, H. (1981): Le genre *Brachyodus*, Anthracotheriidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur d'Europe et d'Afrique. – Thèse de 3° cycle, Université Paris VI, 180 pp.

Ducrocq, S. (1992): Etude biochronologique des bassins continentaux tertiaires du Sud-Est asiatique: contribution des faunes de mammifères. – Thèse de 3° cycle, 245 pp.; Université Montpellier II.

– (1994): Les anthracothères paléogènes de Thaïlande: paléogéographie et phylogénie. – C. R. Acad. Sci., Paris, **318**: 549–554; Paris. – [1994a]

– (1994): An Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the Artiodactyl family Tayassuidae. – Palaeontology, **37/4**: 765–779; London. – [1994b]

– (1995): The contribution of Paleogene anthracotheriid artiodactyls in the paleobiogeographical history of southern Europe. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **6**: 355–362; Stuttgart.

– (In press): The Anthracotheriidae from the Upper Eocene of Thailand. – Palaeontographica; Stuttgart.

Ducrocq, S., Buffetaut, E., Buffetaut-Tong, H., Jaeger, J.-J., Jongkanjanasoontorn, Y. & Suteethorn, V. (1992): First fossil flying lemur: a dermopteran from the late Eocene of Thailand. – Palaeontology, **35/2**: 373–380; London.

Ducrocq, S., Jaeger, J.-J. & Sigé, B. (1993): Un mégachiroptère dans l'Eocène supérieur de Thaïlande. Incidence dans la discussion phylogénique du groupe. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **9**: 561–575; Stuttgart.

Ducrocq, S., Chaimanee, Y., Suteethorn, V. & Jaeger, J.-J. (1995): New primate from the Paleogene of Thailand and the biogeographical origin of anthropoids. – J. Human Evol., **28/5**: 477–485; London. – [1995a]

– (1995): Mammalian faunas and the ages of the continental Tertiary fossiliferous localities from Thailand. – J. South East Asian Earth Sci., **12/1–2**: 65–78; Oxford. – [1995b]

Gentry, A.W. & Hooker, J.J. (1988): The phylogeny of the Artiodactyla. – *In*: Benton, M.J. (Ed.): The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 2: Mammals: 235–272; Oxford (Clarendon Press).

Gheerbrant, E. (1990): On the early biogeographical history of the African placentals. – Histor. Biol., **4**: 107–16; Cambridge.

Gheerbrant, E., Thomas, H., Roger, J., Sen, S. & Al-Sulaimani, Z. (1993): Deux nouveaux primates dans l'Oligocène inférieur de Taqah (Sultanat d'Oman): premiers adapiformes (? Anchomomyini) de la péninsule arabique. – Palaeovertebrata, **22**: 141–196; Montpellier.

Gheerbrant, E., Thomas, H., Sen, S. & Al-Sulaimani, Z. (1995): Nouveau primate Oligopithecinae (Simiiformes) de l'Oligocène inférieur de Taqah, Sultanat d'Oman. – C. R. Acad. Sci. Paris, **321**: 425–432; Paris.

Gingerich, P.D. (1993): Oligocene age of the Gebel Qatrani Formation, Fayum, Egypt. – J. Human Evol., **24**: 207–218; London.

Godinot, M. & Mahboubi, M. (1992): Earliest known simian primate found in Algeria. – Nature, **357**: 324–326; London.

Groves, C.P. & Paterson, J.D. (1991): Testing hominoid phylogeny with the PHYLIP programs. – J. Human Evol., **20**: 167–183; London.

Hartenberger, J.-L. & Marandat, B. (1992): A new genus and species of an early Eocene primate from North Africa. – Human Evol., **7**: 9–16; Firenze.

Heller, F. (1930): Die Säugetierfauna der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle a. S. – Jb. Hallescher Verb., **9**: 13–41; Halle.

Hellmund, M. (1991): Revision der europäischen Species der Gattung *Elomeryx* Marsh, 1894 (Anthracotheriidae, Artiodactyla, Mammalia) – Odontologische Untersuchungen. – Palaeontographica, A, **220**: 1–101; Stuttgart.

Laws, R.M. (1968): Dentition and ageing of the hippopotamus. – E. Afr. Wildl. J., **6**: 19–52; Nairobi.

Legendre, S. (1989): Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. – Münch. geowiss. Abh., **16**: 1–110; München.

Macdonald, J.R. (1956): The North American anthracotheres. – J. Paleontol., **30/3**: 615–645; Tulsa.

Mahboubi, M., Ameur, R., Crochet, J.-Y. & Jaeger, J.-J. (1986): El Kohol (Saharan Atlas, Algeria), a new Eocene mammal locality in northwestern Africa: stratigraphic, phylogenetic and paleobiogeographical data. – Palaeontographica, A, **192**: 15–49; Stuttgart.

Olson, S.L. & Rasmussen, D.T. (1986): Paleoenvironment of the earliest hominoids: evidence from the Oligocene avifauna of Egypt. – Science, **233**: 1202–1204; Washington.

Pickford, M. (1993): Old World suoid systematics, phylogeny, biogeography and biostratigraphy. – Paleontologia i Evolució, **26–27**: 237–269; Barcelona.

Pickford, M., Thomas, H., Sen, S., Roger, J., Gheerbrant, E. & Al-Sulaimani, Z. (1994): Early Oligocene Hyracoidea (Mammalia) from Thaytiniti and Taqah, Dhofar Province, Sultanate of Oman. – C. R. Acad. Sci. Paris, **318**: 1395–1400; Paris.

Rasmussen, D.T. (1989): The evolution of the Hyracoidea: a review of the fossil evidence. – *In*: Prothero, D.R. & Schoch, R.M. (Eds.): The evolution of perissodactyls. – Oxford Monographs on Geology and Geophysics **15**: 57–78; New York (Oxford University Press).

Rasmussen, D.T. & Simons, E.L. (1988): New Oligocene hyracoids from Egypt. – J. Vert. Paleont., **8/1**: 67–83; San Diego.

– & – (1991): The oldest Egyptian hyracoids (Mammalia: Pliohyracidae): new species of *Saghatherium* and *Thyrohyrax* from the Fayum. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **182/2**: 187–209; Stuttgart.

– & – (1992): Paleobiology of the oligopithecines, the earliest known anthropoid primates. – Int. J. Primatol., **13**/5: 477–508; New York.

Rasmussen, D.T., Bown, T.M. & Simons, E.L. (1992): The Eocene-Oligocene transition in continental Africa. – *In*: Prothero, D.R. & Berggren, W.A. (Eds.): Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: 548–566; Princeton (University Press).

Said, R. (1962): The geology of Egypt. 377 pp; Amsterdam (Elsevier).

Savage, R.J.G. (1971): Review of the fossil mammals of Libya. – *In*: Gray, C. (Ed.): Symposium on the Geology of Libya: 215–226; Tripoli (Univ. of Libya).

Schmidt, M. (1913): Über Paarhufer der fluviomarinen Schichten des Fajum. – Geol. Paläont. Abh., **11**: 155–263; Jena.

Simons, E.L. (1968): Early Cenozoic mammalian faunas, Fayum Province, Egypt. Part I. African Oligocene mammals: introduction, history of study, and faunal succession. – Bull. Peabody Mus. nat. Hist., **28**: 1–21; New Haven.

Simons, E.L. & Bown, T.M. (1985): *Afrotarsius chatrathi*, first tarsiiform primate (?Tarsiidae) from Africa. – Nature, **313**: 475–477; London.

Simons, E.L., Bown, T.M. & Rasmussen, D.T. (1986): Discovery of two additional prosimian primate families (Omomyidae, Lorisidae) in the African Oligocene. – J. Human Evol., **15**: 431–437; London.

Simons, E.L. & Rasmussen, D.T. (1990): Vertebrate paleontology of Fayum: history of research, faunal review and future prospects. – *In*: Said, R. (Ed.): The geology of Egypt: 627–638; Rotterdam (A.A. Balkema).

Simons, E.L., Rasmussen, D.T., Bown, T.M. & Chatrath, P. (1994): The Eocene origin of anthropoid primates. Adaptation, evolution, and diversity. – *In*: Fleagle, J.G. & Kay, R.F. (Eds.): Anthropoid origins: 179–201; New York (Plenum Press).

Simons, E.L., Rasmussen, D.T. & Gingerich, P.D. (1995): New cercamoniine adapid from Fayum, Egypt. – J. Human Evol., **29**: 577–589; London.

Stucky, R.K. (1992): Mammalian faunas in North America of Bridgerian to early Arikareean 'Ages' (Eocene and Oligocene). – *In*: Prothero, D.R. & Berggren, W.A. (Eds): Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: 464–493; Princeton (University Press).

Sudre, J. (1977): Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale; systématique et évolution. – Thèse d'Etat, 257 pp.; Université Montpellier II.

Suteethorn, V., Buffetaut, E., Helmcke-Ingavat, R., Jaeger, J.-J. & Jongkanjanasoontorn, Y. (1988): Oldest known Tertiary mammals from South-East Asia: middle Eocene primate and anthracotheres from Thailand. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **9**: 563–570; Stuttgart.

Thomas, H., Roger, J., Sen, S. & Al-Sulaimani, Z. (1988): Découverte des plus anciens 'Anthropoïdes' du continent arabo-africain et d'un primate tarsiiforme dans l'Oligocene du Sultanat d'Oman. – C. R. Acad. Sci. Paris, **306**: 823–829; Paris.

Thomas, H., Roger, J., Sen, S., Bourdillon-de-Grissac, C. & Al-Sulaimani, Z. (1989): Découverte de vertébrés fossiles dans l'Oligocène inférieur du Dhofar (Sultanat d'Oman). – Géobios, **22**: 101–120; Lyon.

Van Couvering, J.A. & Harris, J.A. (1991): Late Eocene age of Fayum mammal faunas. – J. Human Evol., **21**: 241–260; London.

Wight, A.W.R. (1980): Paleogene vertebrate fauna and regressive sediments of Dur at Talhah, southern Sirt, Libya. – *In*: Salem, M.J. & Busrewil, M.T. (Eds.): The geology of Libya, Vol. I: 309–325; London (Academic Press).

Wood, A.E. (1968): The African Oligocene Rodentia. – Bull. Peabody Mus. nat. Hist., **28**: 23–105; New Haven.

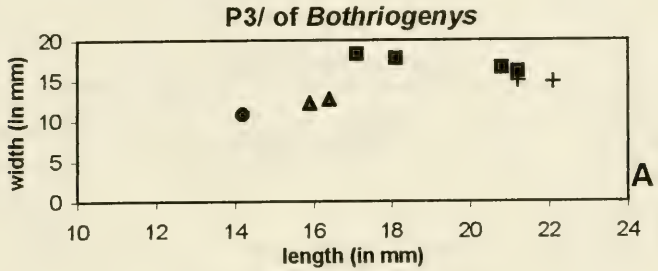
Xu, Y. (1962): Some new anthracotheres from Shansi and Yunnan. – Vert. PalAsiatica, **6**/3: 243–250; Beijing.

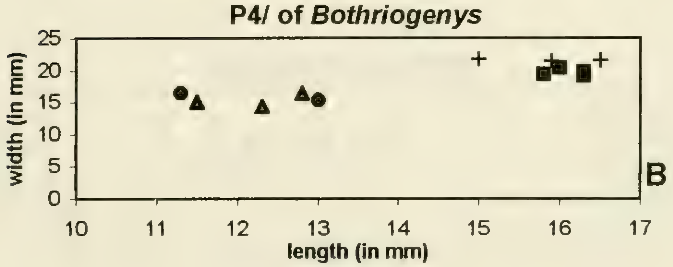
Address of the author:
Dr Stéphane Ducrocq, Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554 C.N.R.S., Case 064, Université Montpellier II, Place E. Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5, France.

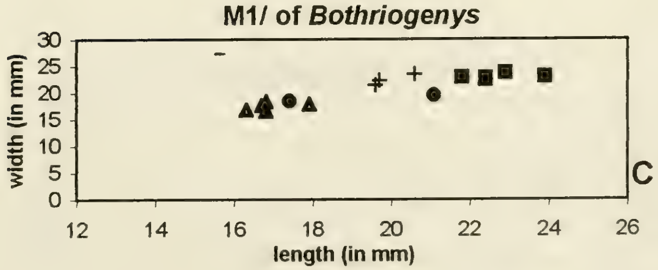
Annex

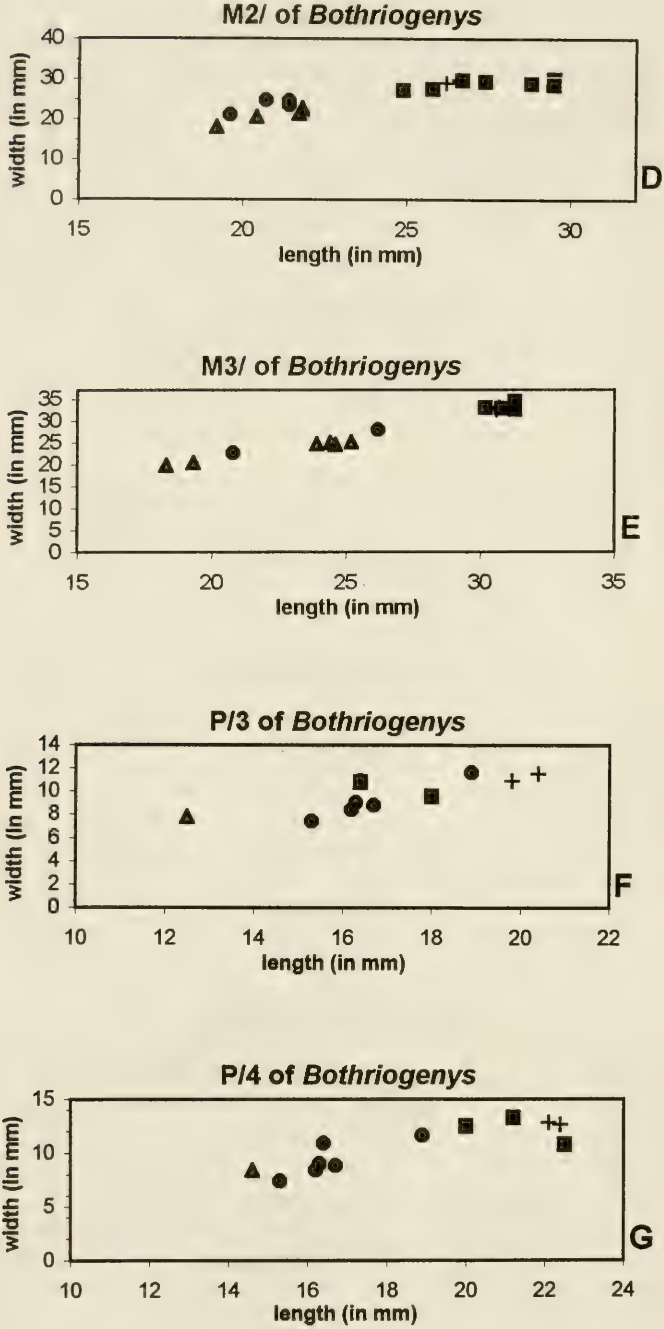
Scatter diagrams for P^3 (A), P^4 (B), M^1 (C), M^2 (D), M^3 (E), P_3 (F), P_4 (G), M_1 (H), M_2 (I), M_3 (J), upper teeth (length: K, width: L), lower teeth (length: M, width: N) of *Bothriogenys*.
Conventional signs for all diagrams:

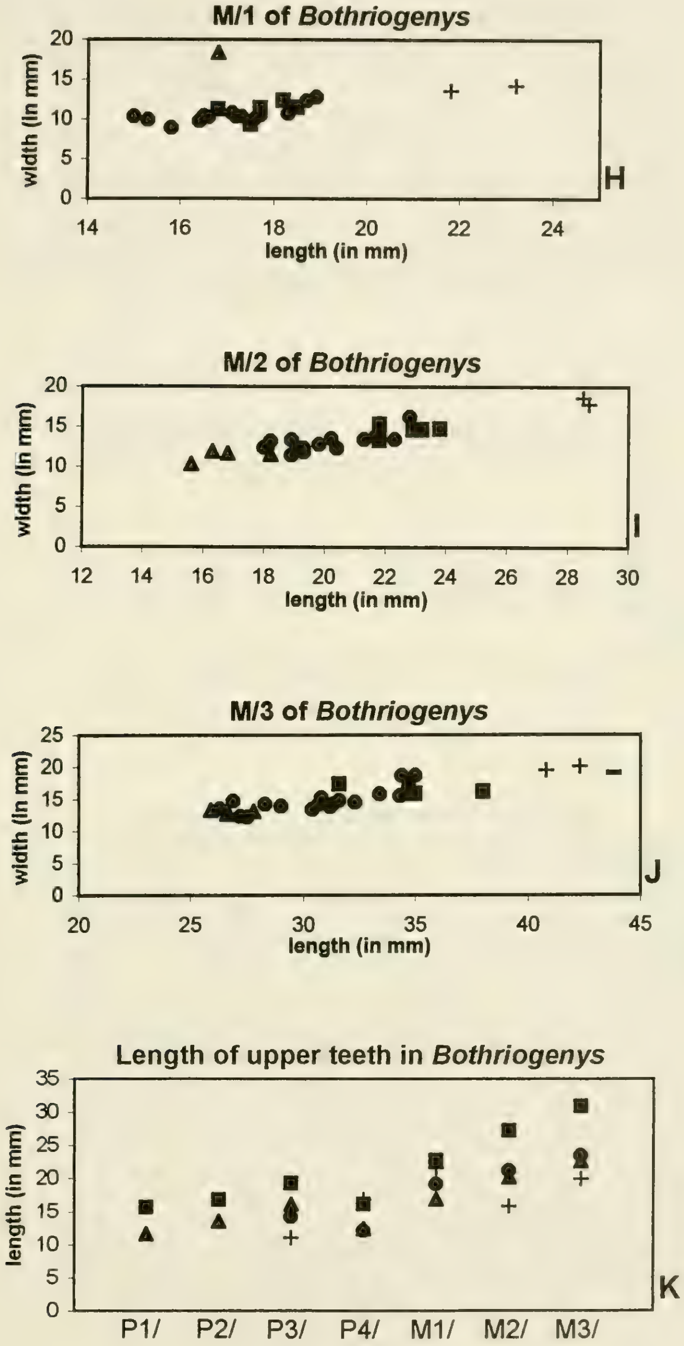
● *B. gorringei*
■ *B. fraasi*
▲ *B. rugulosus*
– *B. andrewsi*
+ *B.* from Krabi

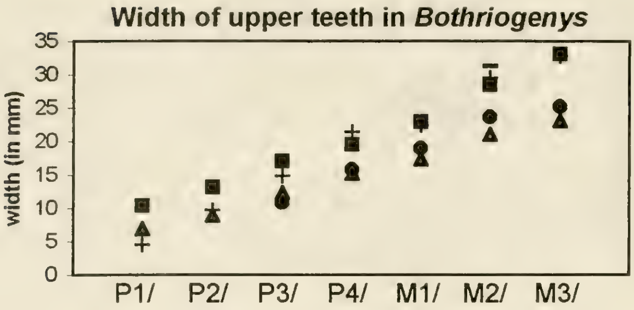




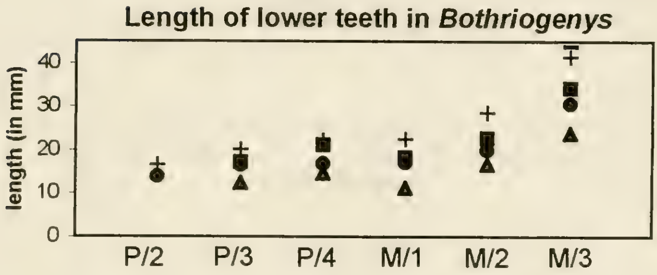



M2/ of *Bothriogenys*
width (in mm)
0
10
20
30
40
15
20
25
30
length (in mm)
D
M3/ of *Bothriogenys*
width (in mm)
0
5
10
15
20
25
30
35
15
20
25
30
35
length (in mm)
E
P/3 of *Bothriogenys*
width (in mm)
0
2
4
6
8
10
12
14
10
12
14
16
18
20
22
length (in mm)
F
P/4 of *Bothriogenys*
width (in mm)
0
5
10
15
10
12
14
16
18
20
22
24
length (in mm)
G

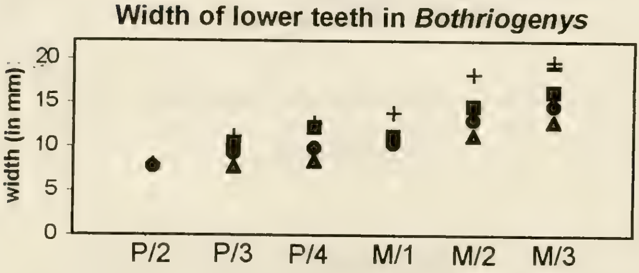

M/1 of Bothriogenys
width (in mm)
0
5
10
15
20
14
16
18
20
22
24
length (in mm)
H
M/2 of Bothriogenys
width (in mm)
0
5
10
15
20
12
14
16
18
20
22
24
26
28
30
length (in mm)
I
M/3 of Bothriogenys
width (in mm)
0
5
10
15
20
25
20
25
30
35
40
45
length (in mm)
J
Length of upper teeth in Bothriogenys
length (in mm)
0
5
10
15
20
25
30
35
P1/
P2/
P3/
P4/
M1/
M2/
M3/
K



L



M



N

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 251	101 S., 13 Taf., 28 Abb., 41 Tab.	Stuttgart, 20. 11. 1997

Die Ostrakoden der *kleini*-Schichten des miozänen Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland)

Ostracods from the *kleini* beds of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch (Southern Germany)

Von Horst Janz, Stuttgart

Mit 13 Tafeln, 28 Abbildungen und 41 Tabellen

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Abstract

From the *kleini* beds, the oldest sediments of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch, I present 44 species of freshwater ostracods. Only 7 of them are already known from the Steinheim basin. One new species, *Cypris falki* n. sp., is described. Most of the species found can be classified as shallow water dwellers. Their distribution pattern, using 48 samples from 7 pits, proves that the crater lake had already formed a distinct littoral and profundal zone during the middle stage of the *kleini* time. The large number of species with a preference for warm conditions indicate a warmer climate during the *kleini* time than during the subsequent *steinheimensis* time, and the occurrence of *Cavernocypris subterranea* points to a possible connection between lake basin and subterranean karst system and/or an inflow of cold spring-water.

11 species are considered to be identical with Recent species. Among the 33 species left, 20 species have thus far been found exclusively in the Steinheim basin. However, these species do not occur endemically. Their uniqueness is rather due to a still insufficient knowledge of Tertiary freshwater ostracods in general. Referring to the species spectrum, the *kleini* beds mainly correspond with the Sylvana beds of the Upper Freshwater Molasse (MN 5) and the sediments of the Nördlinger Ries (MN 6). Despite the poor stratigraphic knowledge on Tertiary freshwater ostracods, this study provides more evidence for the hypothesis that the *kleini* beds and Ries sediments are of the same age. The new findings also support the hypothesis that the crater lake of Steinheim was a long-lived lake.

Zusammenfassung

Aus den ältesten Ablagerungen des miozänen Kratersees von Steinheim am Albuch, den *kleini*-Schichten, werden 44 Süßwasserostrakoden-Arten vorgestellt. Davon sind nur 7 Arten bereits aus dem Steinheimer Becken bekannt. Eine neue Art, *Cypris falki* n. sp., wird beschrieben. Die meisten Arten sind Bewohner flachen Wassers. Ihre Verteilung in den unter-

suchten 48 Proben der 7 Schurfe belegt, daß im mittleren Abschnitt der *kleini*-Zeit der Kratersee bereits eine ausgeprägte Gliederung in einen Ufer- und einen Beckenbereich aufwies. Die große Anzahl wärmeliebender Arten zeigt an, daß es zur *kleini*-Zeit vermutlich wärmer war als in der darauffolgenden *steinheimensis*-Zeit, und das Vorhandensein von *Cavernocypris subterranea* weist auf mögliche Verbindungen des Sees zum Karstwassersystem und/oder der Speisung mit Quellwasser hin.

11 Arten werden als identisch mit rezenten Arten beurteilt. Von den übrigen 33 sind 20 bisher nur aus dem Steinheimer Becken bekannt. Trotzdem sind diese Arten nicht als endemisch zu werten. Ihr bislang einziger Nachweis ist vielmehr auf die noch allgemein ungenügenden Kenntnisse über tertiäre Süßwasserostrakoden zurückzuführen. Hinsichtlich des Artenspektrums stimmen die *kleini*-Schichten am besten mit den Sylvana-Schichten der Oberen Süßwassermolasse (MN 5) und den Ablagerungen des Nördlinger Rieses (MN 6) überein. Obwohl auch über die Stratigraphie tertiärer Süßwasserostrakoden noch wenig bekannt ist, wird damit die Annahme eines MN 6-Alters der *kleini*-Schichten und somit die Gleichaltrigkeit mit den Ablagerungen des Rieses wahrscheinlicher. Die neuen Ergebnisse unterstreichen schließlich auch die Modellvorstellung, daß es sich beim Steinheimer Kratersee um einen Langzeitsee handelte.

Inhalt

1. Einleitung 3
2. Material und Methoden 5
   2.1. Baggerschurfe und Probenmaterial 5
   2.2. Untersuchungsmethoden 10
   2.3. Abkürzungen 10
3. Systematischer Teil 11
   Leucocythere sp. 11
   Metacypris cordatoides CARBONNEL 1969 11
   Darwinula stevensoni (BRADY & ROBERTSON 1870) 12
   Darwinula cylindrica STRAUB 1952 13
   Ilyocypris binocularis SIEBER 1905 14
   Ilyocypris sp. 15
   Candona (?) sp. 1 16
   Candona (?) sp. 2 18
   Candona (?) sp. 3 18
   Fabaeformiscandona fabaeformis (FISCHER 1851) 19
   Fabaeformiscandona cf. *balatonica* (DADAY 1894) 21
   Fabaeformiscandona (?) sp. 23
   Pseudocandona steinheimensis (SIEBER 1905) 23
   Pseudocandona cf. *marchica* (HARTWIG 1899) 24
   Pseudocandona sp. 1 25
   Pseudocandona sp. 2 25
   Candonopsis cf. *kingsleii* (BRADY & ROBERTSON 1870) 25
   Candonopsis arida SIEBER 1905 26
   Paracandona euplectella (BRADY & NORMAN 1889) 27
   Cyclocypris ovum (JURINE 1820) 28
   Cyclocypris cf. *labialis* SYWULA 1981 30
   Cypria dorsalta MALZ & MOAYEDPOUR 1973 30
   Physocypria sp. 31
   Notodromas monacha (O.F. MÜLLER 1776) 34
   Cypris falki n. sp. 34
   Eucypris dulcifons DIEBEL & PIETRZENIUK 1969 37
   Eucypris sp. 38
   Dolerocypris sp. 38
   Strandesia spinosa STCHEPINSKY 1960 40
   Strandesia sp. 41
   Strandesia (?) sp. juv. 41
   Cyprinotus inaequalis (SIEBER 1905) 42

Cyprinotus cf. *vialovi* Schneider 1961 43
Heterocypris sp. 3 44
Heterocypris sp. 4 46
Cypridopsis biplanata Straub 1952 46
Cypridopsis cucuroni Carbonnel 1969 49
Cypridopsis sp. 1 50
Cavernocypris subterranea (Wolf 1920) 51
Potamocypris gracilis (Sieber 1905) 53
Potamocypris cf. *arcuata* (Sars 1903) 54
Potamocypris sp. 1 55
Potamocypris sp. 2 56
Pseudocypretta sp. 57
4. Artenspektrum der Proben und Schurfe 60
  4.1. Artenzahl 60
  4.2. Artenidentität 60
5. Ökologische Aspekte 61
  5.1. Ufer- und Beckenfazies 62
  5.2. Temperaturverhältnisse 63
6. Stratigraphische Hinweise 64
7. Diskussion 68
  7.1. Artenspektrum und Ökologie 68
  7.2. Beziehungen zu anderen Fundstellen 69
  7.3. Zur Seegeschichte 69
  7.4. Ausblick 72
8. Literatur 72
Tafeln 76

1. Einleitung

Die häufigsten Fossilien der miozänen Sedimente des Steinheimer Beckens sind die Kalkschalen von Ostrakoden und Gastropoden. Beide Gruppen konnten in allen bislang untersuchten Schichten nachgewiesen werden und treten in vielen Schichten sogar massenhaft auf. Sie sind zudem meist sehr gut erhalten. Aufgrund dieser günstigen Gegebenheiten sowie der hololimnischen Lebensweise von Ostrakoden und limnischen Gastropoden eignen sich diese Fossilien zur Erforschung des Steinheimer Kratersees besonders gut.

Auf die Besonderheit und Bedeutung der Steinheimer Gastropoden machte schon im letzten Jahrhundert Hilgendorf (1863, 1867) durch seine Untersuchungen aufmerksam. Seine zunächst heftig umstrittene Hypothese einer charakteristischen Abfolge der Tellerschnecken (Planorbidae) im Schichtenverlauf und deren genealogischen Zusammenhang, konnten spätere Untersuchungen (Gottschick 1920, Mensink 1984, Gorthner 1992, Nützel & Bandel 1993) weitgehend bestätigen. Die Arten der Hauptreihe des Hilgendorfschen Stammbaums erwiesen sich auch als die entscheidenden Indikatoren der Schichtenfolge der Seeablagerungen, die nach lithologischen Kriterien nicht eindeutig gliederbar sind. Nach Mensink (1984) können anhand dieser Schnecken folgende Schichteinheiten gut differenziert werden (vom Liegenden zum Hangenden): *kleini-*, *steinheimensis-*, *sulcatus-*, *trochiformis-*, *oxystoma-*, *revertens-* und *supremus*-Schichten.

Wesentlich später als bei den Gastropoden erfolgte die erste feinstratigraphische Untersuchung der Ostrakoden (Janz 1992). Der darin als stratigraphischer Umfang angegebene Bereich, von den oberen *kleini-* bis zu den unteren *supremus*-Schichten, ist in *steinheimensis*- bis *supremus*-Schichten zu korrigieren, da nach genauerer Untersuchung der Planorbiden derselben Proben durch NÜTZEL & BANDEL (1993) die zunächst den *kleini*-Schichten zugeordneten Proben bereits Exemplare der Art *Gyraulus steinheimensis* enthielten. Die insgesamt 16 Arten umfassende Ostrakodenfauna des untersuchten, 23 m mächtigen Gesamtprofils zeigt mit den bei einigen Arten feststellbaren morphologischen Veränderungen im Profilverlauf sowie einem postulierten Speziationsereignis deutliche Parallelen zur Entwicklung der Planorbiden (vgl. JANZ 1993). Darüber hinaus stimmt die ökologische Aussage des Ostrakodenbefundes gut mit den von MENSINK (1984) sowie BAHRIG et al. (1986) aus den Untersuchungen der Planorbiden und aus sedimentologischen Daten abgeleiteten Seestadien überein. Diese basieren vor allem auf langfristigen Änderungen des Seespiegels. Anhand der Ostrakoden konnte somit einerseits das Postulat der intralakustrischen Evolution im Steinheimer Kratersee unterstützt und andererseits der mögliche Zusammenhang mit langfristigen ökologischen Veränderungen im Kratersee aufgezeigt werden.

Aufgrund der morphologischen Besonderheiten der Steinheimer Planorbiden, die in ihrer Skulpturausprägung am besten mit den endemischen Schneckenfaunen rezenter Langzeitseen zu vergleichen sind, postulierten GORTHNER & MEIER-BROOK (1985), daß es sich beim Steinheimer Kratersee um einen Langzeitsee handelte. Während über den Zeitraum *steinheimensis*- bis *supremus*-Zeit, in dem evolutive Veränderungen festgestellt wurden, inzwischen einige Daten vorliegen, gibt es über die Zeit davor sowie den eigentlichen Zeitpunkt des Einsetzens der intralakustrischen Evolution nur sehr unzureichende Angaben. Dies ist der Zeitraum, in dem die ältesten Sedimente des miozänen Kratersees, die *kleini*-Schichten, abgelagert wurden. Die einzigen Angaben zum Fossilinhalt dieser Schichten finden sich in den Arbeiten von GOTTSCHICK (1911, 1920), in denen das Augenmerk den Gastropoden galt.

Indikator und Namengeber der *kleini*-Schichten ist die unscheinbare, nur 3 bis 4 Millimeter große Tellerschnecke *Gyraulus kleini*, die auch als Stammart des Hilgendorfschen ‚Schneckenstammbaums' gilt. Sie wurde früher als *Planorbis multiformis (?) aequeumbilicatus* (HILGENDORF 1867), *Planorbis (Gyraulus) laevis* (GOTTSCHICK 1911) und *Gyraulus multiformis kleini* (GOTTSCHICK & WENZ 1916) bezeichnet. Auch die Benennung der Schichten, in denen sie vorkommt, veränderte sich im Laufe der Erforschungsgeschichte von ‚Landschneckenkalken am Westrand des Beckens' (HILGENDORF 1867) über ‚*laevis*-Zone' (GOTTSCHICK 1911) zu ‚Kleinischichten' und ‚Kaltwasserschichten' (GOTTSCHICK & WENZ 1916, GOTTSCHICK 1920). Nach BAHRIG et al. (1986) können die *kleini*-Schichten eine maximale Mächtigkeit von 14 Metern aufweisen. Sie stehen aufgrund teilweiser Ausräumung der Seesedimente im Quartär am Westrand des Beckens an.

Da die Fossilien der *kleini*-Schichten auch die Reste der Pionierarten beinhalten, die den See in seiner Frühphase besiedelten, kommt ihnen bei der Erforschung des Kratersees in zweierlei Hinsicht eine Schlüsselrolle zu: 1. schließen diese Pionierarten auch die Stammarten der Entwicklungsreihen mit ein, zu deren Verständnis eine nähere Charakterisierung dieser Arten grundlegend ist, und 2. ermöglicht nur dieses Ausgangsinventar an noch unveränderten, nicht-endemischen Arten einen sinnvollen Vergleich mit anderen Miozänfundstellen. Darüber hinaus können die Fossilien der *kleini*-Schichten weitere Informationen über die ökologischen Verhältnisse im frühen See liefern. Von den Resten terrestrisch lebender Arten, den Säugerresten und

Landschnecken, sind zudem nähere Angaben zur Altersstellung sowie zu der den See umgebenden Landschaft zu erwarten.

Mit dieser Problemstellung befaßte sich das DFG-Projekt ‚*kleini*-Schichten/Steinheimer Becken', ein Projekt des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart und des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg, in dessen Rahmen die vorliegende Untersuchung der Ostrakoden durchgeführt wurde. In diesem Rahmen wurden auch die Gastropoden (FINGER 1998), die Charophyten (SCHUDACK & JANZ 1997) sowie die Wirbeltierreste eingehender bearbeitet. Die Ergebnisse der Gastropodenuntersuchung bestätigen, daß alle untersuchten Proben aus den *kleini*-Schichten stammen.

Über die Ostrakodenfauna der *kleini*-Schichten waren noch keine Angaben verfügbar. Primäres Ziel war deshalb eine Bestandsaufnahme und Charakterisierung der vorgefundenen Arten. Um eine Einschätzung der Verteilung der Arten in den *kleini*-Schichten zu erhalten, wird das Artenspektrum der 7 Probenstellen, die lithologisch nicht korreliert werden können, miteinander verglichen und der Versuch unternommen, Beziehungen zwischen den Probenstellen herzustellen. Mit Hilfe biologischer und autökologischer Daten rezenter Vergleichsarten wird eine ökologische Bewertung der *kleini*-Schichten gegeben. Schließlich sollen anhand einer Zusammenstellung derjenigen Arten, die auch aus anderen Miozänfundstellen bekannt sind, einige stratigraphische Hinweise erfolgen und abschließend die Bedeutung dieses Ostrakodenbefundes für die Geschichte des Steinheimer Kratersees diskutiert werden.

Dank

Mein Dank gilt zunächst der DFG für die finanzielle Förderung des Projektes ‚*kleini*-Schichten/Steinheimer Becken', in dessen Rahmen diese Untersuchung durchgeführt wurde, den Eigentümern der Felder, auf denen die Schurfe angelegt wurden, für ihre Genehmigung sowie der Gemeinde Steinheim am Albuch für die Unterstützung der Geländearbeiten. Des weiteren möchte ich den nachstehend Genannten für ihre freundliche Hilfe sehr herzlich danken:

Herrn Dr. E.P.J. Heizmann (Stuttgart) und Herrn Prof. Dr. K. Bandel (Hamburg), den Projektleitern; Herrn W. Mergelsberg (Vaihingen) für Aufzeichnungen und Informationen über die *kleini*-Schichten; den Herren P. Riederle und M. Boller (Stuttgart) für Hilfe im Gelände; Herrn E. Stabenow (Heidenheim) für die Einmessung der Schurfe; Frau I. Finger (Hamburg) sowie den Herren F. Stukowski und S. Stutz (Stuttgart) für Unterstützung beim Schlämmen und Auslesen; Frau Dr. E. Pietrzeniuk (Berlin), Herrn Dr. G. Carbonnel (Lyon), Herrn Dr. T. Jellinek (Frankfurt), Herrn Prof. Dr. F. Gramann (Hannover), Herrn Dr. S. Ritzkowski (Göttingen), Herrn Dr. A. Liebau (Tübingen) und Herrn T. Grießemer (Schifferstadt) für die Zusendung oder Bereitstellung von Vergleichsmaterial; Frau S. Leidenroth (Stuttgart) für die Anfertigung der REM-Aufnahmen und Fotoabzüge sowie Herrn Dr. G. Bloos für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

2. Material und Methoden

2.1. Baggerschurfe und Probenmaterial

Das Probenmaterial stammt aus 7 Baggerschurfen vom Westrand des Steinheimer Beckens, südlich des Vorderen Grot und vom Vorderen Grot, wo nach BAHRIG et al. (1986) die *kleini*-Schichten anstehen (Abb. 1). Die erste Schurfserie (Ga, Gb, Gc) wurde im November 1994, die zweite (Gd, Ge, Gf, Gg) im April 1995 angelegt (Abb. 2).

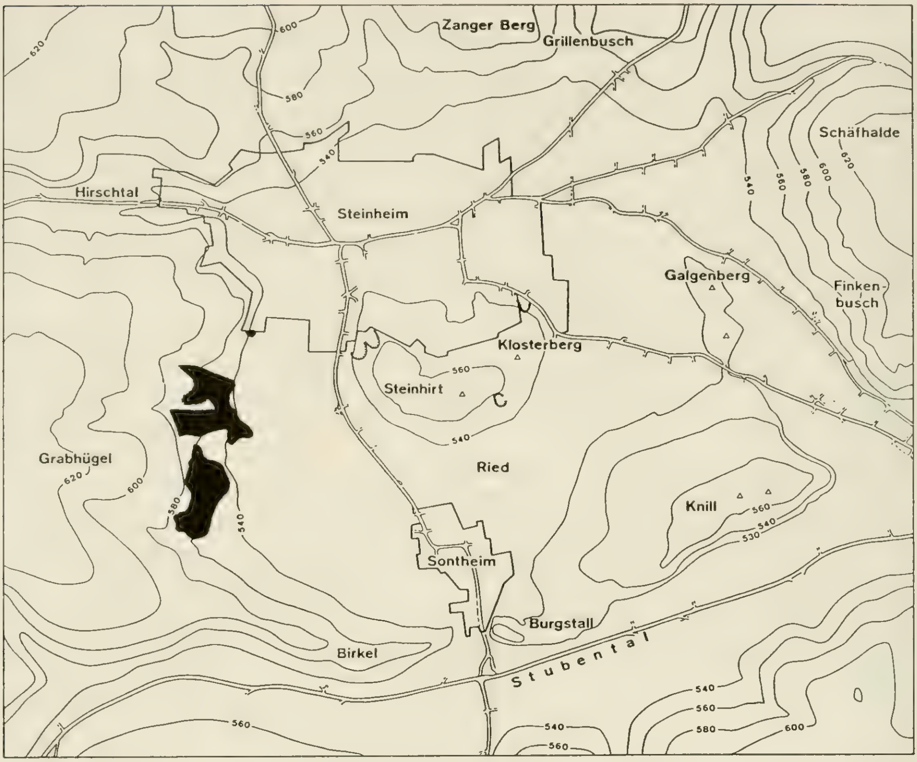

Zanger Berg
Grillenbusch
Schäfhalde
Hirschtal
Steinheim
Galgenberg
Finken-busch
Klosterberg
Steinhirt
Ried
Grabhügel
Knill
Sontheim
Burgstall
Birkel
Stubental
620
600
580
560
540
530

Abb. 1. Übersichtskarte des Steinheimer Beckens (verändert nach MENSINK 1984, Abb. 3) mit den am Westrand anstehenden *kleini*-Schichten.

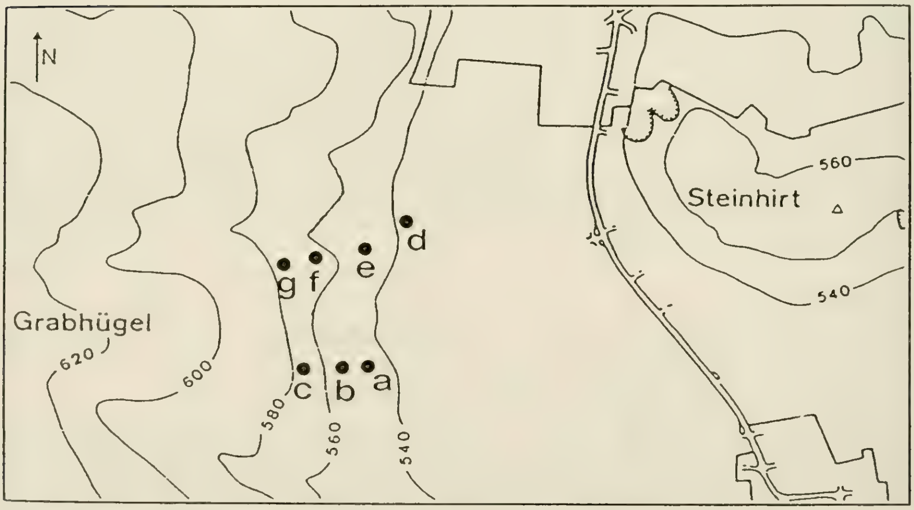

N
Grabhügel
Steinhirt
a
b
c
d
e
f
g
620
600
580
560
540

Abb. 2. Lage der Schurfe (Ausschnitt aus Abb. 1).

1. Schurfserie:
Schurf Ga – Lage: TK 25, 7326 Heidenheim a. d. Brenz: H 5394317, R 3577499; Geländeoberfläche: 543,14 m ü. NN (Tab. 1).
Schurf Gb – Lage: TK 25, 7326 Heidenheim a. d. Brenz: H 5394316, R 3577415; Geländeoberfläche: 550,49 m ü. NN (Tab. 2).
Schurf Gc – Lage: TK 25, 7326 Heidenheim a. d. Brenz: H 5394300, R 3577325; Geländeoberfläche: 565,70 m ü. NN (Tab. 3).

2. Schurfserie:
Schurf Gd – Lage: TK 25, 7326 Heidenheim a. d. Brenz: H 5394673, R 3577570; Geländeoberfläche: 536,98 m ü. NN (Tab. 4).
Schurf Ge – Lage: TK 25, 7326 Heidenheim a. d. Brenz: H 5394614, R 3577449; Geländeoberfläche: 551,33 m ü. NN (Tab. 5).
Schurf Gf – Lage: TK 25, 7326 Heidenheim a. d. Brenz: H 5394586, R 3577358; Geländeoberfläche: 563,82 m ü. NN (Tab. 6).
Schurf Gg – Lage: TK 25, 7326 Heidenheim a. d. Brenz: H 5394551, R 3577276; Geländeoberfläche: 574,79 m ü. NN (Tab. 7).

Tab. 1. Baggerschurf Ga (Ostwand); Profil und Probenhorizonte.

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
0– 70	70	Boden	
70–146	76	Solifluktionsschutt mit scharfkantigen Weißjurabrocken (bis 40 cm Ø)	
146–196	50	Solifluktionsschutt mit grün-grauem Ton	
196–230	34	Schluff, nach oben feinkörniger werdend	Ga 7
230–245	15	Mergelkalk, stückig, plattig; in brauner Lehmmatrix	Ga 6
245–282	37	Feinschluff	Ga 5
282–293	11	Schluff, kalkig verfestigt, lagig	Ga 4
293–304	11	Feinschluff	Ga 3
304–322	18	Schluff, kalkig verfestigt, lagig	Ga 2
322–350	28	Feinschluff	Ga 1

Tab. 2. Baggerschurf Gb (Ostwand); Profil und Probenhorizonte.

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
0–100	100	Boden	
100–177	77	Solifluktionsschutt mit kantigen bis leicht gerundeten Weißjurabrocken (bis 15 cm Ø)	
177–225	48	Feinschluff, nach oben kalksandiger werdend	Gb 10
225–257	32	Schluff, leicht kalksandig	Gb 9
257–280	23	Mergelkalk	Gb 8
280–301	21	Feinschluff	Gb 7
301–314	13	Klebsand	Gb 6
314–316	2	Kalk	
316–334	18	Feinschluff	Gb 5
334–348	14	Klebsand	Gb 4
348–358	10	Feinschluff	Gb 3
358–365	7	Tonlinse, grau-grün	
365–383	18	Feinschluff, tonig; Klebsand	Gb 2
383–400	17	Schluff, mergelig	Gb 1

Tab. 3. Baggerschurf Gc (Nordwand); Profil und Probenhorizonte.

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
0– 30	30	Boden	
30–190	160	Solifluktionsschutt mit Weißjurabrocken (bis 25 cm Ø) in braunsandiger bis toniger Matrix	
190–270	80	Solifluktionsschutt mit Weißjurabrocken (bis 60 cm Ø) in grau- bis braunsandiger Matrix	
270–280	10	Schluff	Gc 4
280–313	33	Kalklage, unregelmäßig	
313–329	16	Feinschluff	Gc 3
329–331	2	Kalklage	
331–354	23	Feinschluff, mit eingeschalteter Verkalkung	Gc 2
354–370	16	Kalkmergel, z. T. verhärtet	Gc 1

Tab. 4. Baggerschurf Gd (Westwand); Profil und Probenhorizonte.

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
0–130	130	Boden	
130–240	110	Solifluktionsschutt	
240–282	42	Kalklagen, unregelmäßig	
282–309	27	Feinschluff mit kohligen Einlagen, von Wurzelröhren durchzogen	Gd 4
309–312	3	Kalkbank	
312–319	7	Feinschluff mit kohligen Einlagen	Gd 3
319–320	1	Kalklage	
320–343	23	Feinschluff mit kohligen Einlagen	Gd 2
343–345	2	Kalklage	
345–430	85	Rutschkörper aus Feinschluff mit eingeschalteten, senkrecht gestellten, 1 cm starken Kalkplättchen; Risse mit eingedrungenem Boden	Gd 1

Tab. 5. Baggerschurf Ge (Ostwand); Profil und Probenhorizonte.

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
0– 30	30	Boden	
30– 81	51	Solifluktionsschutt	
81– 85	4	Kalkbank, verkieselt	
85–100	15	Schluff, hell	Ge 8
100–115	15	Kalklage, unregelmäßig, mit eingeschaltetem, leicht verfestigtem gelbem Klebsand; am Top dunkel verfärbt	Ge 7
115–178	63	Kalkbank mit eingeschlossenen Kalkkonkretionen	
178–187	9	Schluff, hell	Ge 6
187–190	3	Schlufflage, unregelmäßig verlaufend, violett verfärbt	
190–256	66	Klebsand mit bis zu faustgroßen Kalkkonkretionen, die oberen 5 cm toniger	Ge 5

Tab. 5. Fortsetzung

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
256–259	3	Kalklage	
259–272	13	Klebsand mit eingeschalteten Kalkkonkretionen	Ge 4
272–280	8	Kalklage, unregelmäßig	
280–287	7	Klebsand, leicht verfestigt, hellgrau-weiß	Ge 3
287–288	1	Kalklage, unregelmäßig, verkieselt, dunkelgrau	
288–326	38	Klebsand, verfestigt, grau-braun	Ge 2
326–370	44	Kalkbank, teilweise durch Schluff ersetzt	Ge 1

Tab. 6. Baggerschurf Gf (Nordwestwand); Profil und Probenhorizonte.

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
0– 40	40	Boden	
41–145	105	Kalklagen, unregelmäßig, mit zwischengeschaltetem Schluff und Feinsand	Gf 7
145–193	48	Klebsand	Gf 6
194–205	12	Feinsand, gelbbraun	Gf 5
		entsprechender Horizont an Südostwand	Gf 5(SO)
205–385	180	Klebsand mit größeren Schneckenbruchstücken:	
		235–245 cm	Gf 4
		255–260 cm	Gf 3/4
		270–280 cm	Gf 3
		300–310 cm	Gf 2/3
		325–345 cm	Gf 2
385–421	36	Klebsand mit eingeschalteten Kalkstücken	Gf 1
421–445	24	Kalkbank	

Tab. 7. Baggerschurf Gg (Nordostwand); Profil und Probenhorizonte.

Profilabschnitt (cm)	Mächtigkeit (cm)	Sediment	Probe
0– 20	20	Boden	
20– 60	40	Aufarbeitungslage	
60– 80	20	Kalkbank	
80–230	150	Kalkmergel, geschichtet, teils verfestigt:	
		150–160 cm	Gg 5
		210–220 cm	Gg 4
230–380	180	Kalkbrocken, unregelmäßig gelagert, mit zwischengelagertem Schluff:	
		250–260 cm	Gg 3
		330–340 cm	Gg 2
380–390	10	Kalkbrocken, unregelmäßig gelagert, mit eingeschalteten tonigen Anteilen	Gg 1
390–410	20	Kalkbrocken, unregelmäßig gelagert, mit zwischengelagertem Schluff	

Insgesamt wurden 48 Horizont-Proben entnommen. Bei der Beprobung der 1. Schurfserie wurde zunächst aus 21 Horizonten jeweils 1–2 kg Material entnommen, später aus 6 Horizonten (Ga 5, 7, Gb 6, 9 und Gc 3, 4) erneut jeweils 5–10 kg. Die erste Probenentnahme der 2. Schurfserie umfaßte 24 Horizont-Proben von je 1–2 kg. Bei der zweiten Probenentnahme wurden 3 weitere Horizonte beprobt: Gf 2/3, Gf 3/4 mit einer Probenmenge von je 1–2 kg und Gf 5(SO) mit ca. 30 kg, und 8 Horizonte erneut beprobt: Gd 4, Ge 1, 6, 8, Gf 2, 5, Gg 3 mit jeweils ca. 30 kg und Gg 1 mit 1–2 kg. Von den 30 kg-Proben wurden jeweils ca. 10 kg nach Ostrakoden untersucht. Die Entnahme größerer Probenmengen stand einerseits im Zusammenhang mit der parallel erfolgten Untersuchung von Schnecken und Wirbeltierresten, war aber andererseits wegen der verglichen mit den jüngeren Schichteinheiten des Kratersees deutlich geringeren Dichte an Ostrakoden notwendig.

2.2. Untersuchungsmethoden

Die Aufbereitung der Proben erfolgte wie in Janz (1992: 10) beschrieben. Beim Schlämmen wurde das Material in 3 Fraktionen aufgetrennt: Feinfraktion: > 0,1–0,5 mm, Mittelfraktion: > 0,5–2 mm und Grobfraktion: > 2mm. Der Großteil an Ostrakoden-Klappen und -Gehäusen befindet sich in der Feinfraktion. Aus der Mittelfraktion konnten zusätzlich vor allem größere Gehäuse, vereinzelt auch Klappen großwüchsiger Formen gewonnen werden. Obwohl aus bekannten Gründen (Janz 1992: 10) keine quantitative Erfassung erfolgte, wurden die auffälligen Häufigkeitsunterschiede durch 4 Kategorien dokumentiert: X = selten, XX = vereinzelt, XXX = zahlreich und XXXX = häufig (vgl. Tab.38).

Für die Determination und Charakterisierung der Ostrakodenarten gilt das in Janz (1992: 11) Gesagte. Zeichnungen und zum Vergleich angefertigte Umrißskizzen von Klappen wurden mit Hilfe des Mikroskop-Zeichenspiegels bei Durchlichtbetrachtung angefertigt. Die h/l-Diagramme wurden mit dem Programm MS-excel erstellt.

2.3. Abkürzungen

L = linke Klappe
R = rechte Klappe
K = Klappe
G = Gehäuse
B = Bruchstück
l = maximale Klappenlänge
h = maximale Klappenhöhe
b = maximale Gehäusebreite
h_{max} = Lage der maximalen Höhe auf der Längsachse
b_{max} = Lage der maximalen Breite auf der Längsachse
h/l = Höhen/Längen-Verhältnis
b/l = Breiten/Längen-Verhältnis
A = Klappen adulter Tiere
A-1 ... A-8 = Klappen des letzten ... des ersten Larvenstadiums
Ga ... Gg = Bezeichnungen der Baggerschurfe
OSM = Obere Süßwassermolasse
SBM = Süßbrackwassermolasse
USM = Untere Süßwassermolasse
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

3. Systematischer Teil

Überfamilie Cytheroidea Baird 1850
Familie Limnocytheridae Klie 1938
Unterfamilie Limnocytherinae Klie 1938

Gattung *Leucocythere* Kaufmann 1892

Leucocythere sp.

Material: 3 K, Bruchstücke und plattgedrückte Schalen. – SMNS 62887.
Vorkommen: Ga 4, Gb 1, 2, 6.
Meßwerte: R (Ga 4): l = 418 µm, h = 262 µm, h/l = 0,627
R (Gb 6): l = 506 µm, h = 308 µm, h/l = 0,609
R (Gb 6): l = 500 µm, h = 272 µm, h/l = 0,544

Die gefundenen Klappen lassen eine sichere Zuordnung zu der in den *kleini*-Schichten zu erwartenden Art *Leucocythere immigrata* nicht zu, da sie allesamt in einem Größenbereich rangieren, in dem die Art nicht klar definiert ist. Zudem sind die 3 Klappen sehr unterschiedlich. R (Ga 4) besitzt eine leichte Dorsalrandeinbuchtung und erinnert damit an *L. esphigmena* aus den *trochiformis*-Schichten, wobei mit den Meßwerten des entsprechenden Larvalstadiums (vgl. Janz 1992: Tab. 16) aber keine Übereinstimmung besteht, und während R (Gb 6, l = 506 µm) aufgrund ihrer Form eine juvenile Klappe von *L. immigrata* sein könnte, gleicht R (Gb 6, l = 500 µm) eher einer sehr kleinen männlichen R von *L. esphigmena* der oberen *oxystoma*-Schichten.

Unterfamilie Metacypridinae Danielopol 1965

Gattung *Metacypris* Brady & Robertson 1870

Metacypris cordatoides Carbonnel 1969
Taf. 1, Fig. 1–3; Abb. 3

*1969 *Metacypris cordatoides* n. sp. – Carbonnel: 162, pl. 2, fig. 17–19, textfig. 11.

Material: 1 L, 1 R (komplementäre Klappen desselben G), 2 G. – SMNS 62888.
Vorkommen: Gg 3.
Meßwerte: L: l = 445 µm, h = 274 µm, h/l = 0,616
R: l = 439 µm, h = 274 µm, h/l = 0,624
G: l = 451 µm, b = 409 µm, b/l = 0,907, b_{max} = 0,66
G: l = 445 µm, b = 396 µm, b/l = 0,890

Sowohl die Klappen als auch die Gehäuse sind Weibchen. Von den aus dem süddeutschen Tertiär bisher bekannten *Metacypris*-Arten ist *Metacypris cordatoides* deutlich abgrenzbar: gegenüber *Metacypris danubialis* Straub 1952 vor allem durch den geraden Verlauf des Dorsalrandes und gegenüber *Metacypris rhomboidea* Straub 1952 (Meßwerte des Holotypus: G: l = 463 µm, b = 390 µm, b/l = 0,84, b_{max} = 0,61) durch die Form des Gehäuses in Dorsalaufsicht. *M. cordatoides* ist relativ breiter als *M. rhomboidea*, ihre maximale Breite liegt weiter hinten und ihr Hinterende ist herzförmig eingezogen, während es bei *M. rhomboidea* stumpfwinkelig ausgebuchtet ist. *M. rhomboidea* weist zudem zentralposterior beiderseits eine knopfartige Erhebung auf. Die außerdem von Straub (1952: 507) aufgeführte *Metacypris*? n. sp. ist vermutlich eine *Pseudocypretta* sp. (vgl. S. 57). Gegenüber der rezenten *Metacypris cordata* ist *M. cordatoides* durch den deutlich ausgeformten posterodorsalen Winkel und die geringere Größe unterschieden.

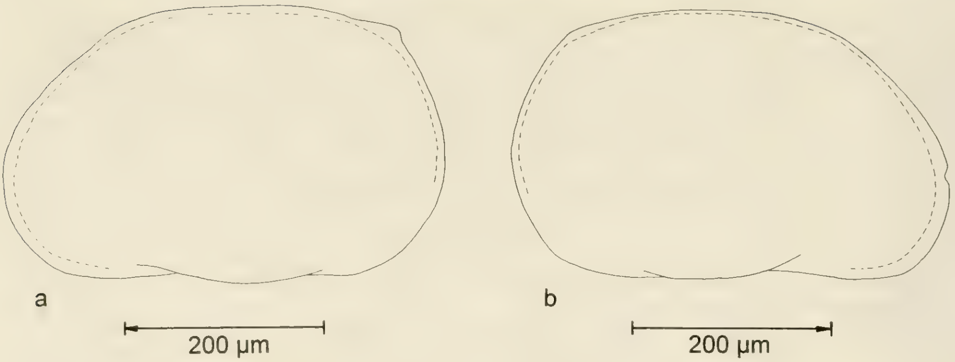


Abb. 3. *Metacypris cordatoides*; Außenansichten (Betrachtung im Durchlicht). – a: L (445, 274), b: R (439, 274); Probe Gg 3.

Ökologie und Stratigraphie

Hinweise auf die möglichen ökologischen Ansprüche von *M. cordatoides* lassen sich von der rezenten *M. cordata* ableiten. Diese kommt nach Löffler & Danielopol (1978) im Grundwasser, in Höhlen, Seen und temporären Kleingewässern vor. Sie ist nach Klie (1938) sowohl in der Tiefe als auch am Ufer größerer Gewässer zu finden. Nach Hiller (1971) ist sie als thermoeuryplastisch, reine Süßwasserform, Dauerform mit Sommerpräferenz und als Grundbewohner auf Schlammboden zu klassifizieren. Außer in den *kleini*-Schichten ist *M. cordatoides* bislang nur aus dem Obermiozän des Bassin de Valréas: Lobrieu (Carbonnel 1969) bekannt.

Überfamilie Darwinuloidea Brady & Norman 1889
Familie Darwinulidae Brady & Norman 1889

Gattung *Darwinula* Brady & Norman 1889

Darwinula stevensoni (Brady & Robertson 1870)
Taf. 1, Fig. 4

Material: 1 R defekt, 1 R Fragment, 1 Ljuv defekt. – SMNS 62889.
Vorkommen: Gf 3, Gg 1, 3.
Meßwerte: R: l = 720 µm, h = 306 µm, h/l = 0,425.

Ökologie und Stratigraphie

Darwinula stevensoni ist heute kosmopolitisch verbreitet. Sie kommt in Seen, temporären Kleingewässern und Brackwässern vor (Löffler & Danielopol 1978). Sie ist schwimmunfähig und bewegt sich grabend im Sand- und Schlammboden fort. Nach Hiller (1971) ist sie eine thermo- und titanoeuryplastische Dauerform. Es treten nur Weibchen auf. Die Eier und ersten Larvenstadien verbleiben im hinteren Schalenraum, der als Brutkammer dient. Der Lebenszyklus erstreckt sich über 3 bis 4 Jahre (Henderson 1990). Nach Kempf & Scharf (1980: 217) kommt sie in Seen im Litoral vor.

Arten der Gattung *Darwinula* sind bereits aus dem Karbon bekannt (VAN MORKHOVEN 1963). *Darwinula stevensoni* wurde in Ablagerungen des Tertiärs (z.B. STRAUB 1952, FREELS 1980) und Quartärs (GRIFFITHS 1995: 11–12) nachgewiesen.

Darwinula cylindrica STRAUB 1952

Taf. 1, Fig. 5 – 9; Abb. 4; Tab. 8

v* 1952 *Darwinula cylindrica* n. sp. - STRAUB: 497, Abb. 19–20.
v 1965 *Darwinula cylindrica* STRAUB 1952. - LUTZ: 314, Abb. 29.
1980 *Darwinula cylindrica* STRAUB 1952. – FREELS: 12, Taf. 1, Fig. 1–6.
? 1985 *Darwinula flandrini* n. sp. – CARBONNEL et al.: 223, Taf. 8, Fig. 9–12.

Material: 37 K, 50 G. – SMNS 62890.
Vorkommen: Ge 1, 2, 6, 8, Gf 1–5, 5(SO), 7, Gg 1–4.
Meßwerte: siehe Tab. 8.

Tab. 8. Meßwerte von *Darwinula cylindrica; kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(12)	476–527	(503)	213–232	(223)	0,426–0,450	(0,442)
	R	(18)	463–503	(485)	204–223	(213)	0,422–0,457	(0,439)
A-1:	L	(2)	402/421	–	189/189	–	0,470/0,449	–
	R	(1)	387	–	180	–	0,465	–
A-2:	L	(1)	341	–	165	–	0,484	–
	R	(2)	317/317	–	146/149	–	0,461/0,470	–
A-3(?):	R	(1)	274	–	134	–	0,489	–

Die Steinheimer Stücke stimmen in ihren Merkmalen mit den Belegstücken von STRAUB (1952) und LUTZ (1965) sehr gut überein. LUTZ (1965) gibt auch einen Größenvariationsbereich für die adulten Klappen an. Zudem sind Umrisse von R und L abgebildet, die erkennen lassen, daß außer adulten Klappen auch A-1 bis A-3

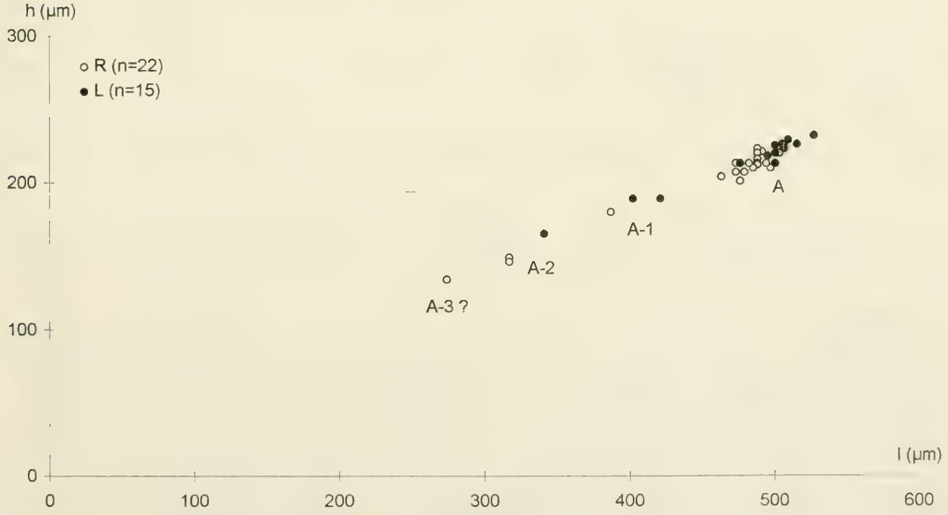


Abb. 4. *Darwinula cylindrica*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben).

Stadien gefunden wurden (LUTZ 1965: 314, Abb. 29). Sowohl bei den Stücken aus den *kleini*-Schichten als auch bei denen von STRAUB und LUTZ besitzt R eine posteroventrale Außenrippe und L anteroventral eine mehr oder weniger deutliche knopfartige Rippe auf der Innenseite. Gerade diese Merkmale und zusätzlich einen waagerechten Verlauf des Dorsalrandes führen CARBONNEL et al. (1985: 223) als Diagnosemerkmale für *Darwinula flandrini* an. Die Unterschiede zwischen *D. cylindrica* und *D. flandrini* sind somit recht gering, und es ist fraglich, ob es sich dabei wirklich um zwei Arten handelt.

Stratigraphie

STRAUB (1952) fand *D. cylindrica* vor allem in den Sylvana-Schichten der OSM, führt aber auch zwei Funde aus der USM an. Bei letzteren handelt es sich um einen Gehäusesteinkern aus einer Probe der Ehinger Schichten und um ein Gehäuse aus einer Probe der Ulmer Schichten. Die Zuordnung beider Stücke zu *D. cylindrica* ist sehr zweifelhaft, da sie insbesondere im Verlauf des Hinterrandes vom Holotypus und den übrigen Stücken aus der OSM abweichen. LUTZ (1965) fand die Art in zwei Fundstellen der OSM (Viehausen, Bahneinschnitt Undorf-Nittendorf), die aufgrund der Wirbeltierfauna ins Obermiozän eingestuft werden, und FREELS (1980) konnte *D. cylindrica* schließlich vom Miozän bis ins Altpleistozän nachweisen. *D. cylindrica* ist außerdem in den Ablagerungen der OSM-Fundstelle Heuchlingen, die als Sylvana-Schichten gelten, vorhanden.

Überfamilie Cypridoidea BAIRD 1845
Familie Ilyocyprididae KAUFMANN 1900

Gattung *Ilyocypris* BRADY & NORMAN 1889

Ilyocypris binocularis SIEBER 1905

Taf. 1, Fig. 10, 10 a; Tab. 9

Material: 10 K, Bruchstücke. – SMNS 62891.
Vorkommen: Gb 1?, 2?, 6, 9?, Gc 3.
Meßwerte: siehe Tab. 9.

Tab. 9. Meßwerte von *Ilyocypris binocularis*; *kleini*-Schichten (Gb 6).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(4)	789–845	(827)	457–496	(484)	0,579–0,593	(0,585)
	R	(6)	733–862	(777)	405–483	(441)	0,553–0,582	(0,568)

Während *I. binocularis* in den übrigen Schichtbereichen der Steinheimer Seeablagerungen meist die dominante Art ist, tritt sie in den hier untersuchten Proben selten auf. Die gefundenen Exemplare sind verglichen mit den in JANZ (1992: Tab. 7) angegebenen Meßwerten etwas kleiner. Ihr Längenwert entspricht damit aber aufgrund der dort in Abb. 8a dargestellten Tendenz dem für die *kleini*-Schichten zu erwartenden Wert. Der h/l-Wert ist dagegen höher als erwartet. Die gefundenen Klappen sind höckerlos oder besitzen nur sehr schwach ausgeprägte Höcker. Sie entsprechen den Skulptur-Typen 1 und 2 (vgl. JANZ 1992: 28).

Ilyocypris sp.

Taf. 2, Fig. 1 – 3; Abb. 5; Tab. 10

Material: 133 K, 20 G, Bruchstücke. – SMNS 62892.
Vorkommen: Ga 4?, 5?, Gc 1?, 2?, 3, 4, Ge 1, 2, 4, 5, 7, 8, Gf 1–7.
Meßwerte: siehe Tab. 10.

Tab. 10. Meßwerte von *Ilyocypris* sp.; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
Ilyocypris sp. Form 1								
A:	L	(1)	990	–	522	–	0,527	–
	R	(1)	945	–	510	–	0,540	–
Ilyocypris sp. Form 2								
A:	L	(12)	802–862	(833)	440–483	(457)	0,535–0,560	(0,548)
	R	(3)	820–885	(849)	444–466	(456)	0,519–0,554	(0,538)
Ilyocypris sp. Form 3								
A:	L	(14)	642–772	(728)	354–422	(393)	0,522–0,555	(0,540)
	R	(15)	671–780	(726)	352–414	(386)	0,506–0,562	(0,531)

Die gefundenen *Ilyocypris* sp.-Exemplare zeigen im h/l-Diagramm eine Gruppierung in 3 Größenklassen. Der morphologische und metrische Vergleich mit der in den *steinheimensis*-Schichten vorkommenden *Ilyocypris* sp. (Janz 1992: 30) zeigt eine gute Übereinstimmung vor allem mit Form 2, der mittleren Größe. Da *Ilyocypris* sp. aus den *steinheimensis*-Schichten in ihrer Größe aber sowohl zwischen Form 1

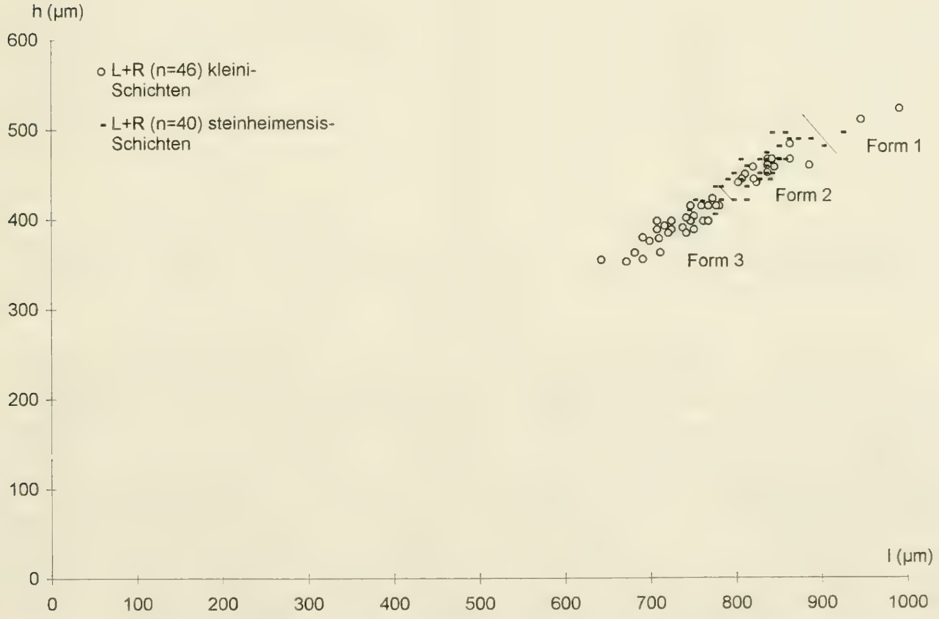


Abb. 5. *Ilyocypris* sp.; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben) und der *steinheimensis*-Schichten (Probe B 29,2, vgl. Janz 1992, Abb. 10 oben). Die Exemplare der *steinheimensis*-Schichten stimmen vor allem mit Form 2 überein, zeigen aber auch Übergänge zu Form 1 und Form 3.

und 2 als auch zwischen Form 2 und 3 vermittelt, kann augenblicklich nicht entschieden werden wieviele Arten *Ilyocypris* sp. tatsächlich beinhaltet. Aufgrund der Marginalrippen ist *Ilyocypris* sp. in den Formenkreis um *Ilyocypris gibba* einzuordnen. Diesem Formenkreis ist auch das Belegstück zu *Ilyocypris* sp. aus der Forschungsbohrung Nördlinger Ries 1973 (Teufe 96 m) zuzuordnen (Dehm et al. 1977: 99, Tab. 1).

Familie Candonidae Kaufmann 1900
Unterfamilie Candoninae Kaufmann 1900

Gattung *Candona* Baird 1845

Candona (?) sp. 1

Taf. 2, Fig. 5 –7; Abb. 6, 7; Tab. 11

Material: 100 K, 48 G. – SMNS 62893.
Vorkommen: Ge 7, 8, Gf 1–2/3, 3/4–7, Gg 1–3.
Meßwerte: siehe Tab. 11.

Tab. 11. Meßwerte von *Candona* (?) sp. 1; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
I:	L	(4)	484–529	(502)	238–262	(250)	0,492–0,506	(0,498)
	R	(5)	470–518	(495)	230–250	(241)	0,471–0,500	(0,487)
II:	L	(4)	415–421	(420)	207–220	(214)	0,492–0,523	(0,510)
	R	(3)	427–430	(428)	207–210	(209)	0,485–0,489	(0,487)
III:	L	(5)	383–390	(386)	189–201	(195)	0,492–0,519	(0,504)
	R	(2)	390/393	–	183/189	–	0,469/0,481	–
IV:	L	(1)	360	–	176	–	0,489	–
	R	(1)	354	–	171	–	0,483	–
V:	L	(7)	305–329	(315)	160–171	(166)	0,510–0,557	(0,528)
	R	(4)	323–335	(326)	159–168	(164)	0,492–0,511	(0,503)
VI:	L	(1)	274	–	148	–	0,540	–
	R	(1)	290	–	146	–	0,503	–
VII:	L	(1)	226	–	122	–	0,540	–
	R	(2)	201/207	–	103/116	–	0,512/0,560	–

Beschreibung

Das Gehäuse weist in Dorsalansicht fast parallel verlaufende Seitenkonturen auf; Vorder- und Hinterende sind gleichermaßen zugespitzt. L überragt R allseitig. Die flächenständigen Porenkanäle münden auf kleinen Höckern, wodurch die Schalenoberfläche eine leicht warzige Skulptur besitzt. Im Durchlicht ist eine Retikulation der Schalen erkennbar. Bei L verlaufen der Dorsal- und Ventralrand fast parallel zueinander, wenngleich der Ventralrand in der Mitte leicht eingebuchtet ist. Am Übergang vom Dorsalrand in den Vorderrand befindet sich eine schwache Einbuchtung, in deren Bereich ein kleiner anterodorsaler Lappen ansetzt. Am Übergang vom Dorsalrand in den Hinterrand zeigt der Umriß eine kurze Schräge mit einem posterodorsalen Lappen. Der Hinterrand ist dadurch etwas weniger breit gerundet als der Vorderrand. Die Innenlamelle ist vorn und hinten breit ausgebildet; sie ist vorn nur wenig breiter als hinten. Der Innenrand verläuft vorn und hinten nahezu parallel zum Außenrand. Die freie Innenlamelle ist jeweils etwa doppelt so breit wie die Ver-

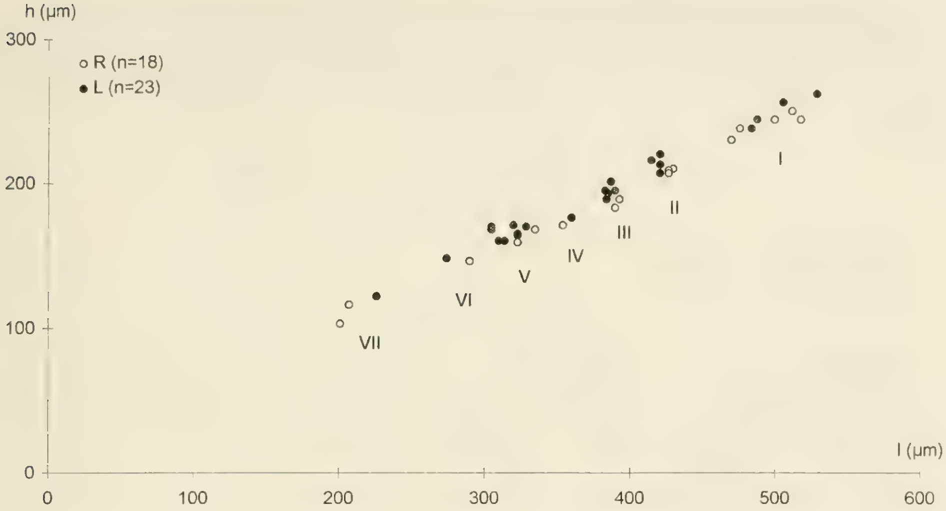


Abb. 6. *Candona* (?) sp. 1; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben). Da die Abgrenzung der Entwicklungsstadien unsicher ist, sind die einzelnen Gruppen mit römischen Ziffern gekennzeichnet.

wachsungszone. R unterscheidet sich von L vor allem in den Übergangsbereichen vom Dorsalrand in den Vorder- und Hinterrand. Am Übergang in den Vorderrand ist eine deutlichere Einbuchtung mit einem anterodorsalen Lappen vorhanden, und der Übergang zum Hinterrand ist stärker abgeschrägt und weist auf der Innenseite Rinnenstrukturen auf. Aufgrund dieser Abschrägung ist auch der Hinterrand deutlich enger gerundet als der Vorderrand. Die Innenlamellenverhältnisse entsprechen in etwa denen von L.

Bemerkungen zur Taxonomie

Die Zuordnung zur Gattung *Candona* ist ebenso unklar wie die Abgrenzung der Entwicklungsstadien. Letztere wurden daher mit römischen Ziffern gekennzeich-

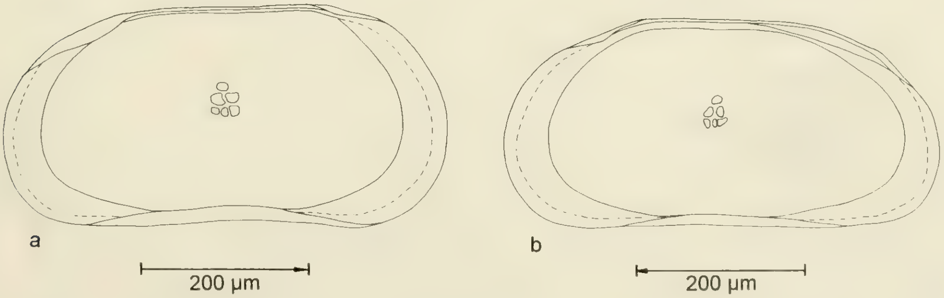


Abb. 7. *Candona* (?) sp. 1; Innenansichten (Betrachtung im Durchlicht). – a: L (529, 262), b: R (518, 244); Probe Gf 3/4. Bei R ist ein Teil der Retikulation der Schalenoberfläche, die auf der gesamten Außenlamelle von R und L vorhanden ist, eingezeichnet.

net. KRSTIĆ (briefl. Mitteilung) hält die größten Exemplare (Gruppe I) für juvenile Candonen. Die gut ausgebildete Innenlamelle läßt dies fraglich erscheinen. Eine genauere Prüfung konnte im Rahmen vorliegender Untersuchung aber nicht vorgenommen werden.

Candona (?) sp. 2

Taf. 3, Fig. 1

Material: 1 G, 1 L defekt. – SMNS 62894.
Vorkommen: Gf 5, Gf 7.
Meßwerte: G: l = 570 µm, h = 256 µm, h/l = 0,449
L: l = 518 µm, h = 241 µm, h/l = 0,465

Candona (?) sp. 2 steht *Candona* (?) sp. 1 sehr nahe, ist im Vergleich aber deutlich flacher, und die posterodorsale Schräge nimmt einen größeren Teil des Hinterrandes ein, so daß das Hinterende spitzer ausgezogen ist. Ob es sich tatsächlich um eine andere Art oder möglicherweise um das geschlechtsdimorphe Gegenstück zu *Candona* (?) sp. 1 handelt, kann anhand des vorliegenden Materials nicht entschieden werden.

Candona (?) sp. 3

Taf. 3, Fig. 2; Abb. 8

Material: 1 Gjuv, 1 R. – SMNS 62895.
Vorkommen: Gb 9, Gg 3.
Meßwerte: G (Gb 9): l = 526 µm, h = 289 µm, h/l = 0,55
R (Gg 3): l = 638 µm, h = 352 µm, h/l = 0,55

Die Zuordnung dieser Art ist noch unsicher. Das Gehäuse stammt von einem juvenilen Tier; für die einzige Klappe kann nicht entschieden werden, ob sie ebenfalls noch ein Juvenilstadium darstellt.

Kurzbeschreibung

R umgreift L ventral und dorsal. Der Dorsalrand von R ist gleichmäßig konvex gebogen und geht in den Vorder- und Hinterrand ohne deutliche Winkel über. Bei L verläuft der Dorsalrand merklich flacher und weist am Übergang in den Vorder- und

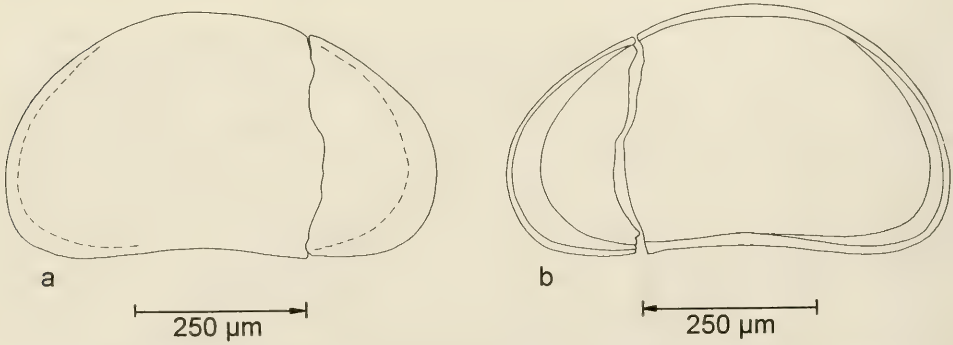


Abb. 8. *Candona* (?) sp. 3; R (638, 352) mit abgebrochenem Vorderende (Betrachtung im Durchlicht); Probe Gg 3. – a: Außenansicht, b: Innenansicht.

Hinterrand einen Winkel auf. Der Innenrand von R verläuft vorn und hinten etwa parallel zum Außenrand. Die freie Innenlamelle ist vorn fast viermal und hinten etwa zweimal so breit wie die Verwachsungszone.

Gattung *Fabaeformiscandona* KRSTIĆ 1972

Fabaeformiscandona fabaeformis (FISCHER 1851)

Taf. 3, Fig. 3, 4; Abb. 9; Tab. 12

Material: 71 K. – SMNS 62896.
Vorkommen: Gc 4, Ge 1–8, Gf 1–6, Gg 1.
Meßwerte: siehe Tab. 12.

Tab. 12. Meßwerte von *Fabaeformiscandona fabaeformis*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(5)	802–893	(838)	371–420	(391)	0,461–0,471	(0,467)
	R	(5)	763–870	(813)	353–401	(372)	0,450–0,463	(0,458)
A-1:	L	(5)	629–681	(655)	301–319	(312)	0,467–0,500	(0,476)
	R	(14)	612–698	(648)	284–319	(298)	0,434–0,485	(0,460)
A-2:	L	(15)	475–533	(506)	224–250	(237)	0,452–0,482	(0,469)
	R	(22)	466–552	(505)	216–259	(235)	0,429–0,486	(0,466)
A-3:	L	(1)	389	–	184	–	0,473	–
	R	(3)	379–414	(394)	183–198	(189)	0,477–0,483	(0,479)
A-4(?):	R	(1)	337	–	164	–	0,487	–

Vergleich mit quartären und rezenten Funden

Es wurden nur weibliche und juvenile Klappen gefunden. Verglichen mit den Größenangaben zu rezenten Individuen dieser Art sowie mir zum Vergleich verfüg-

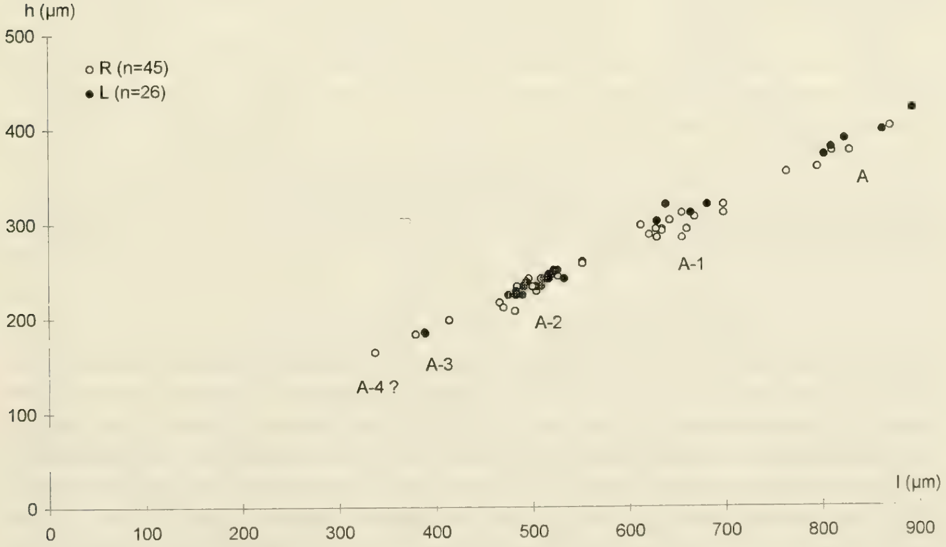


Abb. 9. *Fabaeformiscandona fabaeformis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben).

baren quartären Klappen aus dem Travertin von Bad Cannstatt (eigene, unveröffentlichte Daten zur Fundstelle Seelberg) und der Angabe von SIEBER (1905) (Pleistozän von Bad Cannstatt, Cannstatter Mammutfeld) sind die in Steinheim gefundenen Klappen deutlich kleiner. Beim Vergleich adulter weiblicher Klappen ist zum Rezenten hin ein Trend zur Größenzunahme festzustellen:

Bad Cannstatt (Seelberg):
L: l = 998 µm, h = 473 µm, h/l = 0,474; l = 930 µm, h = 435 µm, h/l = 0,468
R: l = 975 µm, h = 450 µm, h/l = 0,462; l = 983 µm, h = 449 µm, h/l = 0,457
Bad Cannstatt (Mammutfeld), Angaben aus SIEBER (1905: 330):
l = 1040 µm, h = 470 µm
Angaben zur Größe rezenter Individuen:
KLIE (1938): l = 1000–1150 µm; NÜCHTERLEIN (1969): l = 950–1200 µm, h = 450–490 µm;
HILLER (1971): l = 880–955 µm, h = 420–435 µm.

Hinsichtlich der Form wurden beim Vergleich mit quartären Stücken (Bad Cannstatt, Seelberg) folgende Unterschiede festgestellt:

L: der posterodorsale Lappen ist bei den quartären Formen stärker ausgebildet. Damit zusammenhängend ist der Übergang vom Dorsalrand in den Hinterrand länger ausgezogen, die Rundung des Hinterrandes setzt bei den Stücken aus dem Quartär tiefer an als bei den Steinheimer. Der Verlauf des hinteren Innenrandes ist in Außenaufsicht (Durchlichtbetrachtung) bei den quartären Stücken im Bereich der posterodorsalen Schräge (= Lappenbereich) nicht mehr zu sehen, während er bei den Steinheimer Stücken noch in den unteren 2/3 der Schräge erkennbar ist. Der Hinterrand ist bei den quartären Stücken enger gerundet, der Ventralrand deutlicher eingebuchtet. Diese Unterschiede sind allerdings bei der größten L aus Steinheim (Gf 6: 893/420) geringer als bei den kleineren adulten L.

R: auch hier ist wie bei L die posterodorsale Schräge bei den quartären Formen etwas stärker ausgeprägt. Die Unterschiede sind nicht so deutlich wie bei L.

Gegenüber *Fabaeformiscandona fabella* (NÜCHTERLEIN 1969) (l = 720 µm, h = 360 µm) ist *F. fabaeformis* aus Steinheim wiederum etwas größer. Außerdem bestehen deutliche Unterschiede im Verlauf des Innenrandes.

Trotz der angeführten Unterschiede werden die Steinheimer Funde der Art *Fabaeformiscandona fabaeformis* zugeordnet, da augenblicklich keine Daten zur Größenvariabilität dieser Art vorliegen und daher eine Grenzziehung nicht möglich ist. Nach NÜCHTERLEINS Einschätzung ist allerdings innerhalb der *fabaeformis-acuminata* Gruppe der Candonen eine ähnlich mannigfaltige mikroevolutive Aufspaltung anzunehmen, wie sie PETKOVSKI (1969) für die Neglectoiden-Populationen wahrscheinlich machen konnte.

Ökologie und Stratigraphie

DANIELOPOL & LÖFFLER (1978) geben eine holarktische Verbreitung mit zusätzlichen Vorkommen in SO-Asien an. Die Art wurde rezent in stehenden Gewässern, Seen und temporären Kleingewässern, in Bächen und kleinen Flüssen (Rhithral) sowie in Brackwässern und Ästuaren gefunden. Auch NÜCHTERLEIN (1969) und HILLER (1971) bestätigen mit ihrer Klassifizierung als rheotolerant bzw. mesorheophil sowie als mesohalophil diese Angaben. *Fabaeformiscandona fabaeformis* toleriert nach HILLER (1971) auch Schwankungen des Ca^{2+}-Gehaltes, ist also titanoeuryplastisch. Von beiden Autoren wird sie hinsichtlich der Temperatur als mesothermophil, hinsichtlich des Substrats als grabender Bewohner schlammiger und moderiger

Substrate bezeichnet. Bezüglich des jahreszeitlichen Auftretens ist sie nach HILLER (1971) eine Frühjahrsform mit langer, bereits im Herbst beginnender Entwicklung. In Seen bewohnt sie das Litoral (KEMPF & SCHARF 1980: 217).

Nach ABSOLON (1978) und GRIFFITH (1995: 40) ist *F. fabaeformis* im Holozän, Jung-, Mittel- und Altpleistozän nachgewiesen. CARBONNEL (1969) fand sie in pliozänen Ablagerungen.

Fabaeformiscandona cf. *balatonica* (DADAY 1894)

Taf. 3, Fig. 5–10; Taf. 4, Fig. 1, 2; Abb. 10, 11; Tab. 13

Material: 32 adulte K, 20 adulte G, > 100 juvenile K, > 100 juvenile G. – SMNS 62897.
Vorkommen: Ga 5, Gc 3, 4, Ge 1–6, Gf 1–7, Gg 1–4.
Meßwerte: siehe Tab. 13.

Tab. 13. Meßwerte von *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica*; *kleini*-Schichten (A: div. Proben, Larvenstadien: Probe Ge 6).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A♂♂:	L	(1)	1095	–	585	–	0,534	–
	R	(2)	1005/1058	–	522/555	–	0,519/0,525	–
A♀♀:	L	(8)	915–1080	(988)	458–540	(498)	0,492–0,518	(0,505)
	R	(21)	870–990	(930)	440–488	(466)	0,473–0,534	(0,501)
A-1:	L	(8)	741–888	(809)	371–448	(405)	0,488–0,516	(0,501)
	R	(20)	715–862	(794)	349–440	(395)	0,480–0,512	(0,497)
A-2:	L	(9)	565–629	(599)	283–319	(302)	0,493–0,515	(0,504)
	R	(19)	523–642	(567)	273–317	(287)	0,489–0,524	(0,506)
A-3:	L	(7)	439–491	(467)	238–263	(252)	0,533–0,548	(0,540)
	R	(9)	441–488	(463)	238–262	(246)	0,515–0,553	(0,532)
A-4:	L	(5)	360–372	(364)	199–215	(206)	0,549–0,578	(0,565)
	R	(10)	348–384	(365)	195–213	(205)	0,542–0,583	(0,561)
A-5:	L	(4)	286–311	(299)	170–183	(178)	0,587–0,615	(0,596)
	R	(4)	286–293	(289)	165–174	(170)	0,577–0,606	(0,587)
A-6:	L	(1)	235	–	146	–	0,621	–
	R	(3)	226–237	(232)	140–146	(143)	0,603–0,637	(0,619)
A-7:	L	(1)	198	–	125	–	0,631	–
	R	(2)	195/199	–	116/122	–	0,595/0,613	–

Bemerkungen zur Taxonomie

Die gefundenen Klappen stimmen mit den in FREELS (1980: Tafel 12, Fig. 7–14) als *Candona devexa* KAUFMANN 1900 und *Candona* aff. *devexa* KAUFMANN 1900 abgebildeten Stücken gut überein. In der Beschreibung und Abgrenzung der Form *Candona* aff. *devexa* führt FREELS (1980: 78) als wesentlichen Unterschied gegenüber *Candona devexa* das größere l/h-Verhältnis (= kleineres h/l-Verhältnis) und den geraden Dorsalrand an. Dadurch ergibt sich eine gute Übereinstimmung von *Candona* aff. *devexa* mit der in ABSOLON (1970: 201) abgebildeten *Candona balatonica* DADAY 1894, wenn man von der Größe absieht. Ob, wie ABSOLON (1970) meint, *Candona devexa* KAUFMANN ein Synonym von *Candona balatonica* DADAY 1894 ist, kann nach FREELS (1980: 76) nicht eindeutig entschieden werden, da bei DADAY 1894 keine Abbildungen vorhanden sind und auch kein Topotyp-Material existiert. FREELS hält *C. devexa* für eine selbständige Art, die sich durch ihre geringere Größe, gedrungenere Gestalt und den leicht konvex verlaufenden Dorsalrand von *C. balatonica* unterscheidet. Nach dieser Unterscheidung steht nun aber *C.* aff. *devexa* sen-

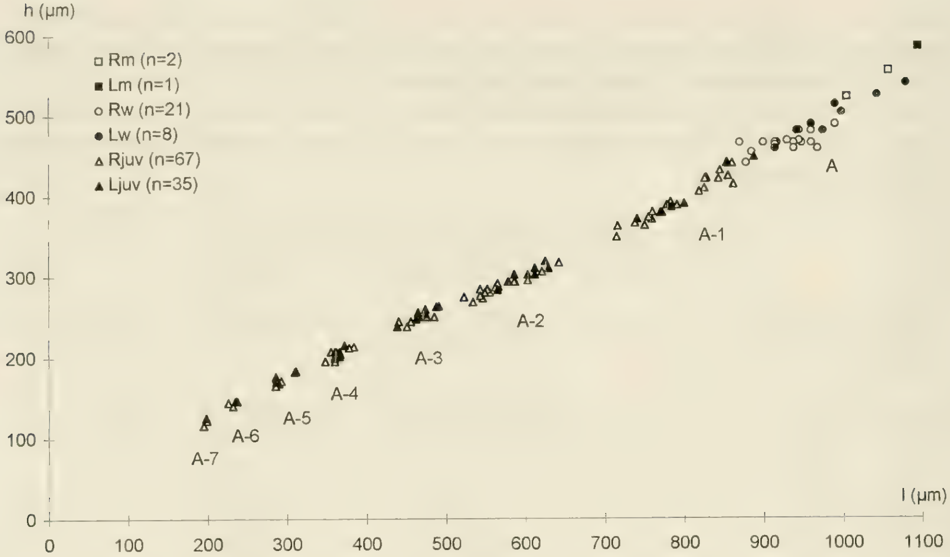


Abb. 10. *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (A: div. Proben, juv.:Probe Ge 6). Während die morphologisch gut voneinander unterscheidbaren Stadien A-1 und A metrisch nicht eindeutig abgrenzbar sind, grenzen sich die übrigen Entwicklungsstadien gut ab. m = männlich, w = weiblich, juv = Larvenstadium.

su FREELS zwar in der Größe *C. devexa* näher, in der Form aber *C. balatonica.* Eine noch gestrecktere Form weist die auf Taf. 3, Fig. 8 c abgebildete Klappe aus den *kleini*-Schichten auf. Handelt es sich also hier um eine sehr flache *devexa* oder eine sehr kleine *balatonica*? Solange keine Untersuchungen zur Form- und Größenvariabilität der Art(en) vorliegen, läßt sich über die Zuordnung nicht entscheiden. Die in Steinheim gefundenen Klappen werden deshalb mit Vorbehalten dem älteren Namen, *C. balatonica,* als *Fabaeformis* cf. *balatonica* zugeordnet.

Ökologie und Stratigraphie

F. balatonica kommt nach LÖFFLER & DANIELOPOL (1978) allgemein in stehenden Gewässern, von temporären Kleingewässern bis Seen, vor. Nach KLIE (1938) bevorzugt sie flache, austrocknende Tümpel bzw. sumpfige, im Sommer trockenliegende Ufer größerer Seen.

Aus quartären Ablagerungen ist *F. balatonica* häufig belegt (GRIFFITHS, 1995: 39). FREELS (1980: Tab. 1) konnte die Art in einer stratigraphischen Reichweite vom Mittelmiozän bis ins Pleistozän nachweisen. Aus der OSM sind bislang zwei Funde belegt: 1. aus Ablagerungen der OSM-Fundstelle Heuchlingen, die den Sylvana-Schichten entsprechen, und 2. entsprechen auch die von LUTZ (1965: 288) als *Candona* n. sp. aff. *kirchbergensis* (STRAUB 1952) aufgeführten Stücke (TK-Nr. 5378, 5379) der OSM-Fundstelle Undorf-Nittendorf *Fabaeformis* cf. *balatonica* (dies ist unzweifelhaft beim Vergleich der Innenseiten erkennbar). Schließlich ist die Art auch im Belegmaterial zur Forschungsbohrung Ries 1973 (DEHM et al. 1977) vorhanden (1 L in der Probe Teufe 119,4–119,6 m).

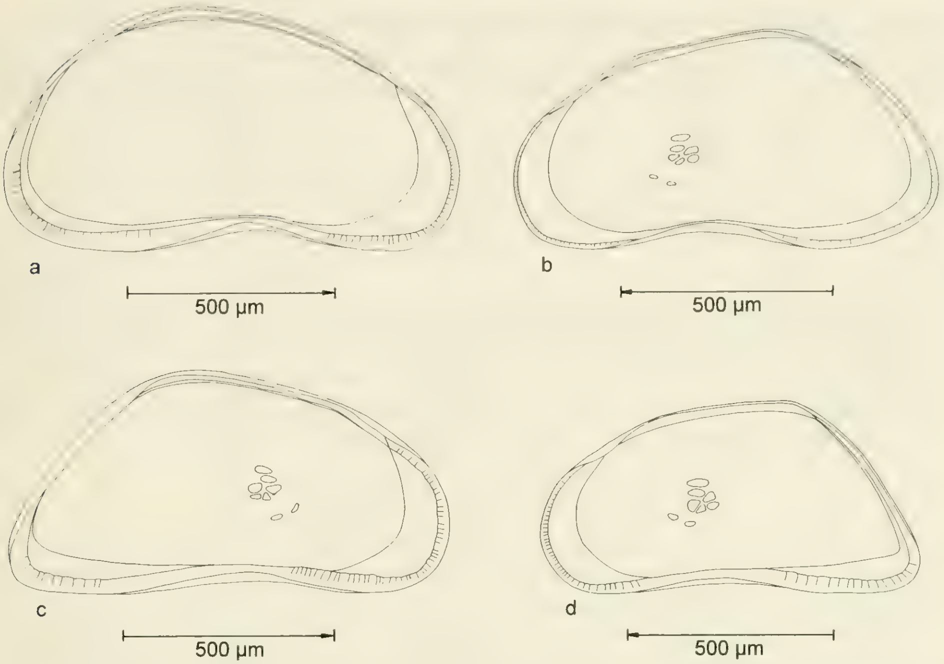


Abb. 11. *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica*; Innenansichten (Betrachtung im Durchlicht). – a: L ♂ (1095, 585), Probe Gf 4, b: R ♂ (1005, 522), Probe Ge 6, c: L ♀ (1043, 525), Probe Gf 4, d: R ♀ (915, 465), Probe Ge 1.

Fabaeformiscandona (?) sp.

Taf. 4, Fig. 3

Material: 1 L. – SMNS 62898.
Vorkommen: Gg 3.
Meßwerte: L: l = 784 µm, h = 370 µm, h/l = 0,472.

Fabaeformiscandona (?) sp. entspricht in der Größe dem A-1-Stadium von *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica*. Gegenüber diesem ist sie aber merklich flacher, d. h. ihr h/l-Wert liegt unterhalb der Variationsbreite der h/l-Werte des *F.* cf. *balatonica* A-1-Stadiums und ihr Hinterende läuft spitzer aus.

Gattung *Pseudocandona* Kaufmann 1900

Pseudocandona steinheimensis (Sieber 1905)

Taf. 4, Fig. 4–6; Tab. 14

Material: 5 adulte G, 5 adulte K, zahlreiche juvenile G und K. – SMNS 62899.
Vorkommen: Ga 5, 7, Gc 1–4, Gd 4, Ge 1, 5, Gf 1–7, Gg 1, 3.
Meßwerte: siehe Tab. 14.

Tab. 14. Meßwerte von *Pseudocandona steinheimensis*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(1)	968	–	552	–	0,570	–
	R	(1)	947	–	527	–	0,556	–
A-1:	L	(1)	716	–	397	–	0,554	–
A-2:	L	(25)	534–608	(566)	293–328	(310)	0,521–0,567	(0,548)
	R	(12)	509–587	(542)	276–315	(292)	0,524–0,558	(0,539)
A-3:	L	(1)	440	–	240	–	0,545	–
	R	(1)	448	–	238	–	0,531	–

Diese Art wurde in der Untersuchung von Janz (1992) eingehend behandelt. Die Meßwerte der adulten Klappen liegen verglichen mit den dortigen Angaben (Janz 1992: Tab. 2, Abb. 3) an der unteren Grenze. Die juvenilen Klappen wurden vor allem aufgrund ihrer Größe, Form und ihrem h/l-Wert dieser Art zugeordnet. Auch in den *kleini*-Schichten zeigt sich eine Dominanz des A-2-Stadiums.

Ökologie und Stratigraphie

In Anlehnung an die schalenmorphologisch sehr ähnliche rezente Art *P. compressa* kann *P. steinheimensis* als allgemein in stehenden Gewässern vorkommend, in Seen das Litoral und Sublitoral besiedelnde Art klassifiziert werden.

Pseudocandona steinheimensis ist in allen *Gyraulus*-Schichten der Seeablagerungen nachgewiesen. Straub (1952) fand sie in den Sylvana-Schichten der OSM, führt aber auch Funde aus der USM an; Zöbelein (1985: 220, 221) fand sie in den Flammenmergeln der OSM. Wahrscheinlich sind auch die von Dehm et al. (1977) im Nördlinger Ries gefundenen juvenilen Exemplare dieser Art zuzuordnen. Von Kheil (1964) wird sie aus dem südböhmischen Třeboň-Becken (Mydlovary-Schichtenfolge) angeführt. Aufgrund taxonomischer Probleme hinsichtlich der Abgrenzung von sehr ähnlichen Arten (vgl. Janz 1992: 14–16), insbesondere von *P. compressa,* ist ihre stratigraphische Reichweite aber recht unsicher.

Pseudocandona cf. *marchica* (Hartwig 1899)

Taf. 4, Fig. 7

Material: Bruchstück einer adulten R. – SMNS 62900.
Vorkommen: Gf 2.
Meßwerte: l = 1028 µm*, h = 580 µm.

* Der Längenwert konnte nicht exakt ermittelt werden, da die Klappe am Hinterende defekt ist. Die Zuordnung zu *P. marchica* erfolgte aufgrund der Ausprägung der vorderen Innenlamelle.

Ökologie und Stratigraphie

P. marchica kommt nach Löffler & Danielopol (1978) allgemein in stehenden Gewässern, von temporären Kleingewässern bis zu Seen, vor. Nach Klie (1938) bevorzugt sie seichte Seeufer und moorige Gräben, wo sie zwischen dichtem Pflanzenbewuchs und vermoderndem Fallaub lebt. Sie ist eine stenochrone Frühjahrsform (Klie 1938, Nüchterlein 1969, Hiller 1971) mit einer Generation im Jahr. Sie toleriert Schwankungen des pH-Wertes und des Kalziumgehaltes und wird von Hiller (1971) und Mallwitz (1987) als polyhalin eingestuft.

Nach Absolon (1978) und Griffiths (1995: 49) kommt *P. marchica* in quartären Ablagerungen verschiedenen Alters häufig vor. Freels (1980, Tab. 1) gibt eine stratigraphische Reichweite vom Obermiozän bis ins Pleistozän an.

Pseudocandona sp. 1

Taf. 4, Fig. 8; Tab. 15

Material: ausschließlich juvenile Exemplare: 13 K, 5 G. – SMNS 62901.
Vorkommen: Ge 1, 2, 5, 8, Gf 4, 6, Gg 1, 3, 4.
Meßwerte: siehe Tab. 15.

Tab. 15. Meßwerte von *Pseudocandona* sp. 1; *kleini*-Schichten (div. Proben).

	l (µm)	h (µm)	h/l	Probe
L:	746	384	0,515	Gf 4
	683	332	0,486	Ge 1
	647	319	0,493	Ge 1
	612	310	0,507	Ge 2
	612	303	0,495	Ge 2
	591	299	0,506	Ge 5
R:	614	309	0,503	Ge 2
	603	310	0,514	Ge 5
	601	299	0,498	Ge 5
	595	306	0,514	Gf 6
	585	294	0,503	Gg 1
	570	292	0,512	Gg 1
	555	288	0,519	Gg 4
G:	615	302	0,490	Ge 8

Möglicherweise handelt es sich bei *Pseudocandona* sp. 1 um juvenile Klappen von *Pseudocandona* cf. *marchica*. Gegenüber den juvenilen Klappen und Gehäusen von *P. steinheimensis* unterscheidet sich *Pseudocandona* sp. 1 vor allem durch die wesentlich flachere Form, d. h. den niedrigeren h/l-Wert.

Pseudocandona sp. 2

Taf. 4, Fig. 9, 10

Material: ausschließlich juvenile Exemplare: 1 L, 1 G, 1 B. – SMNS 62902.
Vorkommen: Gg 1, 3, 4.
Meßwerte: L (Gg 3): l = 612 µm, h = 319 µm, h/l = 0,521;
G (Gg 4): l = 513 µm, h = 267 µm, h/l = 0,520.

Pseudocandona sp. 2 unterscheidet sich von den anderen juvenilen Klappen und Gehäusen, die von dieser Gattung in den *kleini*-Schichten gefunden wurden, vor allem durch den konkaven Dorsalrand.

Gattung *Candonopsis* Vavra 1891

Candonopsis cf. *kingsleii* (Brady & Robertson 1870)

Taf. 5, Fig. 1–3; Tab. 16

Material: adult: 5 K, 2 G, juvenil: 5 K, 1 G, Bruchstücke. – SMNS 62903.
Vorkommen: Gf 2, 3, 4, 5(SO), Gg 1, 2.
Meßwerte: siehe Tab. 16.

Tab. 16. Meßwerte von *Candonopsis* cf. *kingsleii*; *kleini*-Schichten (A aus Probe Gf 2).

	l (µm)	h (µm)	h/l
L:	1032	480	0,465
	1125	527	0,468
R:	1047	480	0,458
	1113	510	0,458
	1118	518	0,468

C. cf. *kingsleii* aus Steinheim ist verglichen zur rezenten *C. kingsleii* etwas größer und vor allem flacher. Aus den Maßangaben von Nüchterlein (1969) und Hiller (1972) läßt sich ein h/l-Verhältnis von ca. 0,52 errechnen. Der von Lutz (1965) aufgeführte miozäne Fund dieser Art ist dagegen deutlich kleiner (l = 840 µm, h = 420 µm) und weist einen h/l-Wert von 0,5 auf. Für quartäre Funde geben Mandel'shtam & Shneider (1968) den rezenten Formen vergleichbare Längen an (l = 1000 µm, h = 500 µm); der h/l-Wert liegt ebenfalls bei 0,5.

Ökologie und Stratigraphie

C. kingsleii ist nach Klie (1938) und Nüchterlein (1969) eine Sommerform, Hiller (1972) hält sie für eine Dauerform. Sie bevorzugt stehende, pflanzenreiche, nicht austrocknende Gewässer und ist eine grabende Art in Schlammböden. Hiller (1972) klassifiziert sie außerdem als titanoeuryplastisch und mesohalophil.

Aus dem Quartär ist *C. kingsleii* häufig belegt (Griffiths 1995: 37). Die bisher seltenen Belege aus tertiären Ablagerungen umfassen neben den hier dokumentierten Funden aus den *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens die aus der OSM-Fundstelle Undorf-Nittendorf (Lutz 1965: 293) und die aus den Flammenmergeln der OSM (Zöbelein 1985: 220, 221). Der älteste Nachweis einer *C.* cf. *kingsleii* stammt aus dem Untermiozän des Mainzer Beckens von Lienenklaus (1905).

Candonopsis arida Sieber 1905

Taf. 5, Fig. 4, 5; Tab. 17

Material: adult: 11 K, 1 G, juvenil: 8 K, einige Bruchstücke und plattgedrückte Exemplare. – SMNS 62904.
Vorkommen: Ga 5, Gb 1, 6, Gc 3, 4, Ge 1–3, 8, Gf 1–3, 5, 5 (SO), Gg 2.
Meßwerte: siehe Tab. 17.

Tab. 17. Meßwerte von *Candonopsis arida*; *kleini*-Schichten (A aus div. Proben).

	l (µm)	h (µm)	h/l	Probe
L:	685	323	0,472	Gf 3
	694	328	0,473	Ge 3
	703	328	0,467	Gf 3
	733	362	0,494	Gf 5
	746	353	0,473	Gf 5
	759	362	0,477	Ga 5
R:	659	303	0,460	Gf 2/3
	691	319	0,462	Gf 2
	691	321	0,465	Gg 2
	724	347	0,479	Gf 5
	748	353	0,472	Ga 5

Da keine Hodenschlauchabdrücke sichtbar waren, ließ sich keine klare Geschlechterzuordnung der adulten Klappen vornehmen. Orientiert man sich an den in Janz (1992) gegebenen h/l-Werten, müßte es sich bei den angeführten Meßwerten vorwiegend um männliche Klappen handeln. Jedoch wurden diese Abgrenzungswerte anhand von Klappen aus den wesentlich jüngeren *trochiformis*- bis *oxystoma*-Schichten erstellt.

Stratigraphie

C. arida ist in allen *Gyraulus*-Schichten vorhanden. Darüber hinaus wurde sie von Malz & Moayedpour (1973) in miozänen Ablagerungen von Theobaldshof/Rhön nachgewiesen und wird von Carbonnel et al. (1985: 233) als *Candonopsis arida* ? in der Inventarliste der OSM-Fundstelle Le Locle aufgeführt.

Gattung *Paracandona* Hartwig 1899

Paracandona euplectella (Brady & Norman 1889)

Taf. 5, Fig. 6–9; Abb. 12; Tab. 18

Material: 37 K, 73 G, einige Bruchstücke. – SMNS 62905.
Vorkommen: Gc 4, Gd 4, Ge 1, Gf 1, 2, 3/4, 4, 5, 5(SO), 7, Gg 1, 3.
Meßwerte:
Gehäuse, adult:
G (Gf 1): l = 681 µm, b_v = 379 µm, b_h = 401 µm, b_v/l = 0,557, b_h/l = 0,589, laterale Einbuchtung bei 0,455 l;
G (Gf 5): l = 681 µm, b_v = 345 µm, b_h = 379 µm, b_v/l = 0,507, b_h/l = 0,556, laterale Einbuchtung bei 0,443 l;
Klappen: siehe Tab. 18.

Tab. 18. Meßwerte von *Paracandona euplectella*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(16)	655–711	(685)	336–362	(349)	0,499–0,521	(0,510)
	R	(9)	638–685	(666)	328–349	(340)	0,501–0,519	(0,511)
A-1:	L	(5)	552–595	(574)	284–297	(289)	0,488–0,514	(0,503)
	R	(3)	578–585	(580)	284–286	(285)	0,489–0,493	(0,491)
A-3?:	L	(1)	366		190		0,519	
	R	(1)	360		189		0,525	

Die Steinheimer Exemplare stimmen in Größe, Form, h/l- und b/l-Verhältnis mit den in Müller (1900) und Klie (1938) gegebenen Beschreibungen rezenter Exemplare im wesentlichen überein und entsprechen auch den in Mandel'shtam & Shneider (1968: Taf. 25, Fig. 16, 17) sowie in Pietrzeniuk (1991: Taf. 2, Fig. 9) gegebenen Abbildungen fossiler Stücke. Etwas abweichend ist die Gehäuseform in Dorsalansicht, die bei den Steinheimer Exemplaren kurz vor der Mitte eine schwache Einschnürung aufweist. Sie stimmen darin mit der in Bodina (1961: Taf. V, 5 b) dargestellten Dorsalansicht überein. Außerdem kann sich mitunter h_{max} auch in der vorderen Schalenhälfte befinden.

Ökologie und Stratigraphie

Nach Alm (1916), Klie (1938), Nüchterlein (1969) und Löffler & Danielopol (1978) kommt die Art in Kleingewässern, Mooren und Sümpfen vor; Hender-

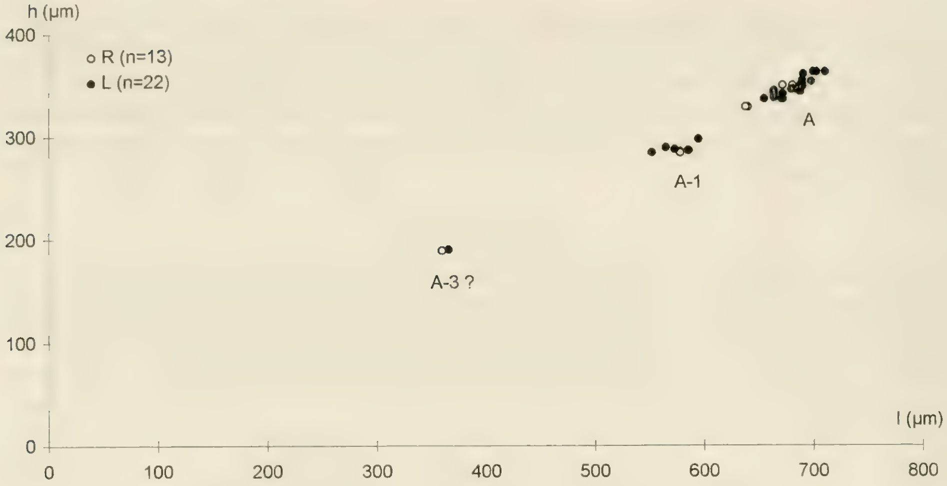


Abb. 12. *Paracandona euplectella*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben).

SON (1990) nennt auch große, permanente Wasserkörper. Sie tritt bevorzugt im Sommer auf, ist nach NÜCHTERLEIN (1969) aber eurychron.

Fossil war *P. euplectella* bislang aus dem Quartär (GRIFFITHS 1995: 44) und Pliozän (MANDEL'SHTAM & SHNEIDER 1968) bekannt. Aufgrund der Steinheimer Funde umfaßt ihre stratigraphische Reichweite die Zeit Mittelmiozän – Rezent. Arten der Gattung *Paracandona* sind schon aus der Oberkreide bekannt (vgl. BABINOT et al. 1985). Die bislang aus dem Tertiär bekannten Arten (CARBONNEL & RITZKOWSKI 1969, SOKAČ 1972, TAMBAREAU 1984) sind von *P. euplectella* deutlich unterschieden.

Unterfamilie Cyclocypridinae KAUFMANN 1900

Gattung *Cyclocypris* BRADY & NORMAN 1889

Cyclocypris ovum (JURINE 1820)

Taf. 5, Fig. 10, 11; Taf. 6, Fig. 1, 2; Abb. 13 a, b; Tab. 19

Material: 49 K, zahlreiche G, Bruchstücke. – SMNS 62906.
Vorkommen: Gc 4, Gd 4, Ge 1–8, Gf 1–7, Gg 1, 2, 4.
Meßwerte: siehe Tab. 19.

Tab. 19. Meßwerte von *Cyclocypris ovum*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(22)	398–454	(426)	274–299	(286)	0,656–0,714	(0,673)
	R	(27)	415–476	(436)	280–335	(298)	0,663–0,704	(0,683)

Bemerkungen zur Taxonomie

Die Differenzierungsmöglichkeiten von *Cyclocypris*-Arten anhand ihrer Klappen sind noch sehr unzureichend untersucht. Einen wichtigen Ansatz hierfür stellen die

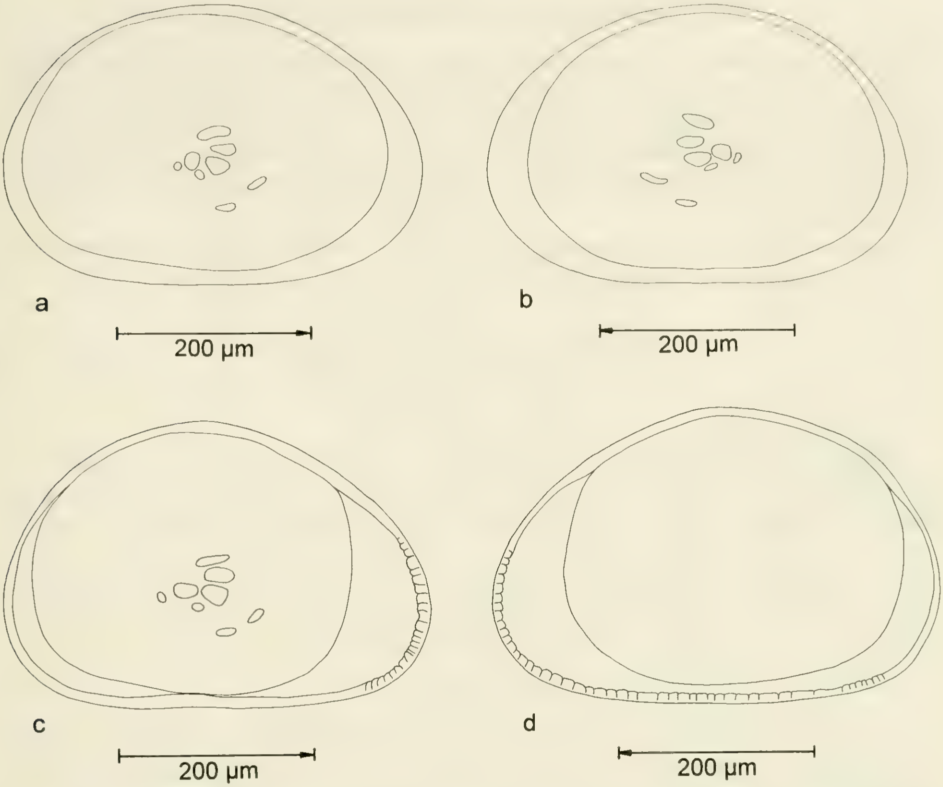


Abb. 13. *Cyclocypris ovum* und *Cyclocypris* cf. *labialis*; Außenansichten (Betrachtung im Durchlicht). – a: *C. ovum* R (430, 291), Probe Gc 4, b: *C. ovum* L (427, 287), Probe Gc 4, c: *C.* cf. *labialis* R (433, 290), Probe Gf 5, d: *C.* cf. *labialis* L (456, 301), Probe Gf 5.

Arbeiten von Pietrezeniuk 1985, Fuhrmann & Pietrezeniuk 1990a, b und Fuhrmann 1991 dar. Aus ihnen läßt sich ein Bestimmungsschlüssel für die wichtigsten rezenten und quartären Arten zusammenstellen, wobei sich zunächst eine Untergliederung in zwei Gruppen anbietet: Arten mit L>R und Arten mit R>L. *Cyclocypris ovum* gehört zur zweiten Gruppe und stellt hier diejenige Art dar, die außer durch ihre durchschnittliche Größe und ihre ovoide Form durch keine hervortretenden Merkmale gekennzeichnet ist. Da ihr Gehäuse nach jüngsten Ergebnissen (Matzke-Karasz 1995: Taf. 26–28) sehr variabel ist, ist eine nähere Charakterisierung allein anhand feiner Formunterschiede nicht möglich.

Die in den *kleini*-Schichten gefundenen Klappen sind aufgrund der bisher bekannten *C. ovum*-Charakteristika dieser Art zuzuordnen. Von der von den *steinheimensis*- bis *oxystoma*-Schichten vorkommenden *Cyclocypris nitida* ist *C. ovum* aufgrund ihrer Form sowie dem Fehlen der posteroventralen Zähnchenreihe bei L eindeutig unterschieden (vgl. Janz 1992: S. 20 u. Taf. 3, Fig. 1–6). Die in Straub 1952: Taf. B, Fig. 39 abgebildete R von *C. ovum* aus den Sylvana-Schichten der OSM entspricht in Größe und Form (l = 445 µm, h = 314 µm, h/l = 0,706) den Steinheimer Exemplaren.

Ökologie und Stratigraphie

Cyclocypris ovum ist eine schwimmfähige Art, die in der Regel zweigeschlechtlich und das ganze Jahr über auftritt (Dauerform). Von Hiller (1971) wird sie als thermoeuryplastisch und mesohalophil klassifiziert. Löffler & Danielopol (1978) ordnen sie als euryöke Süßwasserform ein. Sie zeigt eine Vorliebe für pflanzenreiche Gewässer (Absolon 1973, Janz 1988) und ist in Seen vor allem im Litoral anzutreffen (Alm 1916).

Fossil wurde sie in quartären Ablagerungen bereits sehr häufig (Griffiths 1995: 56), in miozänen noch selten (Straub 1952, Lutz 1965) nachgewiesen.

Cyclocypris cf. *labialis* Sywula 1981

Taf. 6, Fig. 3–6; Abb. 13 c, d; Tab. 20

Material: 17 K, einige G, Bruchstücke. – SMNS 62907.
Vorkommen: Gf 2, 2/3, 3, 3/4, 4, 5, 5 (SO).
Meßwerte: siehe Tab. 20.

Tab. 20. Meßwerte von *Cyclocypris* cf. *labialis*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(8)	424–460	(448)	280–306	(297)	0,654–0,676	(0,663)
	R	(9)	430–457	(440)	281–305	(291)	0,653–0,670	(0,661)

Bemerkungen zur Taxonomie

Cyclocypris cf. *labialis* gehört zur *Cyclocypris*-Gruppe mit L > R. Daher ist sie mit *C. laevis* und *C. humilis* zu vergleichen. Von *C. laevis* unterscheidet sie sich durch ihren niedrigeren h/l-Wert (h/l-Wert von *C. laevis*: > 0,7), also ihre gestrecktere Gestalt. In diesem Merkmal stimmt sie gut mit *C. humilis* überein (vgl. Pietrzeniuk 1985: 216), von der *C.* cf. *labialis* durch ihre lippenartigen Verdickungen am Vorderrand unterschieden ist. Pietrzeniuk (1985) erhob aufgrund dieses deutlichen Merkmals die von Sywula (1981) beschriebene *C. laevis* var. *labialis* in den Artrang. Da der Originalbeschreibung von Sywula leider Maßangaben fehlen und zudem aus seiner Fig. 5 a der genaue Konturenverlauf des Gehäusevorderendes in Dorsalansicht nicht ersichtlich ist, weil das G geöffnet ist, wird der Steinheimer Fund vorerst als *C.* cf. *labialis* eingeordnet.

Ökologie und Stratigraphie

Cyclocypris cf. *labialis* kommt rezent in lakustrischen Habitaten, aber auch in Tümpeln und Mooren lakustrischer Herkunft vor (Sywula 1981). Nach Griffiths (1995: 54) wurde sie auch in quartären Ablagerungen nachgewiesen. Aus dem Tertiär war sie bislang noch nicht bekannt.

Gattung *Cypria* Zenker 1854

Cypria dorsalta Malz & Moayedpour 1973

Taf. 6, Fig. 7–9; Tab. 21

pars 1952 *Cypria ophthalmica* (Jurine 1820). – Straub: 487, Abb. 8.
v * 1973 *Cypria dorsalta* n.sp. - Malz & Moayedpour: 286, Taf. 2, Fig. 17–20.
1985 *Cypria dorsalta*? Malz et Moayedpour, 1973. – Carbonnel et al.: 221, pl. 1, fig. 8.

Material: 6 K, 3 G, 3 K juvenil, 3 K defekt. – SMNS 62908.
Vorkommen: Gf 2, 2/3, 5.
Meßwerte: siehe Tab. 21.

Tab. 21. Meßwerte von *Cypria dorsalta; kleini*-Schichten (div. Proben).

	l (µm)	h (µm)	h/l	Probe
G:	573	412	0,719	Gf 2/3
	543	433	0,797	Gf 2/3
	512	390	0,762	Gf 2
L:	567	409	0,721	Gf 5
	524	396	0,756	Gf 5
	515	390	0,757	Gf 5
R:	575	415	0,722	Gf 5
	555	409	0,737	Gf 2
	527	384	0,729	Gf 2/3

Die Steinheimer Stücke stimmen in Größe und Form gut mit der Beschreibung von MALZ & MOAYEDPOUR (1973) überein, wenn auch die h/l-Werte etwas niedriger sind. MALZ & MOAYEDPOUR geben ein l/h-Verhältnis von 5/4 (entspricht h/l = 0,8) an. Der aus den Angaben von CARBONNEL et al. (1985) sich ergebende h/l-Wert (0,783) liegt zwischen diesem Wert und den Werten der Steinheimer Exemplare. Die von CARBONNEL et al. aufgeführte Klappe ist außerdem deutlich kleiner (l = 0,46 mm, h = 0,36 mm). Auch die von STRAUB (1952) in Ablagerungen der Molasse gefundene *Cypria*-Art, die als *Cypria ophthalmica* bezeichnet wird, ist zumindest teilweise *Cypria dorsalta* zuzuordnen. Das am besten erhaltene Exemplar der STRAUBschen Belege, 1 G (l = 579 µm, h = 439 µm, h/l = 0,758) aus den Sylvana-Schichten (Probe Nr. 35), stimmt gut mit den Gehäusen aus Steinheim überein. Da nur in Proben aus den Sylvana-Schichten zum Vergleich geeignete adulte Gehäuse im STRAUBschen Material vorhanden sind, läßt sich das Vorkommen dieser Art nur für diese Schichten bestätigen.

Ökologie und Stratigraphie

Die Arten der Gattung *Cypria* sind gute Schwimmer und vor allem in stehenden Gewässern zu finden.

Die Gattung ist fossil vom Paläozän an belegt. *Cypria dorsalta* ist außer aus den *kleini*-Schichten noch aus den Planorben-Schichten von Theobaldshof/Rhön (MALZ & MOAYEDPOUR 1973), den Sylvana-Schichten der OSM (STRAUB 1952) und der Formation des Calcaires et Dolomies der USM (CARBONNEL et al. 1985) nachgewiesen.

Gattung *Physocypria* VAVRA 1897

Physocypria sp.

Taf. 6, Fig. 10; Taf. 7, Fig. 1–4; Abb. 14, 15; Tab. 22

Material: 2 Kad., 45 Kjuv., einige Gehäuse, Bruchstücke. – SMNS 62909.
Vorkommen: Ga 7, Gc 1–4, Gd 4, Ge 1–4, 6, 8, Gf 1–7.
Meßwerte: siehe Tab. 22.

Tab. 22. Meßwerte von *Physocypria* sp.; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	R	(2)	524/582	–	407/454	–	0,777/0,780	–
A-1:	L	(13)	492–558	(524)	341–402	(370)	0,670–0,720	(0,706)
	R	(18)	468–548	(504)	317–384	(349)	0,674–0,710	(0,691)
A-2:	L	(8)	393–433	(414)	274–299	(289)	0,677–0,712	(0,697)
	R	(4)	413–433	(427)	305–293	(291)	0,647–0,704	(0,683)
A-3:	L	(1)	323	–	232	–	0,718	–
	R	(1)	348	–	237	–	0,681	–

Bemerkungen zur Taxonomie

Physocypria sp. gehört zu denjenigen *Physocypria*-Arten, deren R dorsal stärker gewölbt ist als L und diese umgreift, während L ventral stark ausgebuchtet ist und R umgreift. Sie steht somit *Physocypria suborbicularis*, die im Steinheimer Becken von den *steinheimensis*- bis in die *supremus*-Schichten vorkommt, sehr nahe. Da sie sich einerseits von dieser deutlich unterscheidet, andererseits aber mangels Material aus dem Übergangsbereich zwischen *kleini*- und *steinheimensis*-Schichten noch nicht geprüft werden konnte, ob möglicherweise morphologische Zwischenformen zwischen diesen beiden Arten/Formen existierten, soll sie zunächst in offener Nomenklatur belassen werden.

Vergleich mit *Physocypria suborbicularis*

Physocypria sp. ist deutlich höher als *P. suborbicularis* (durchschnittlicher h/l-Wert von R: 0,70). Dies gilt auch für die A-1- und A-2-Stadien (vgl. Abb. 15 unten). Während der Dorsalrand von R bei *Physocypria* sp. gleichmäßig gerundet ist, bildet er bei *P. suborbicularis* einen stumpfen Winkel. Insgesamt besitzt *Physocypria* sp. einen kreisförmigeren Seitenumriß als *P. suborbicularis* (vgl. Abb. 14). Außerdem sind die Randhöcker von R bei *Physocypria* sp. deutlicher ausgeprägt. Sie sind auch bei

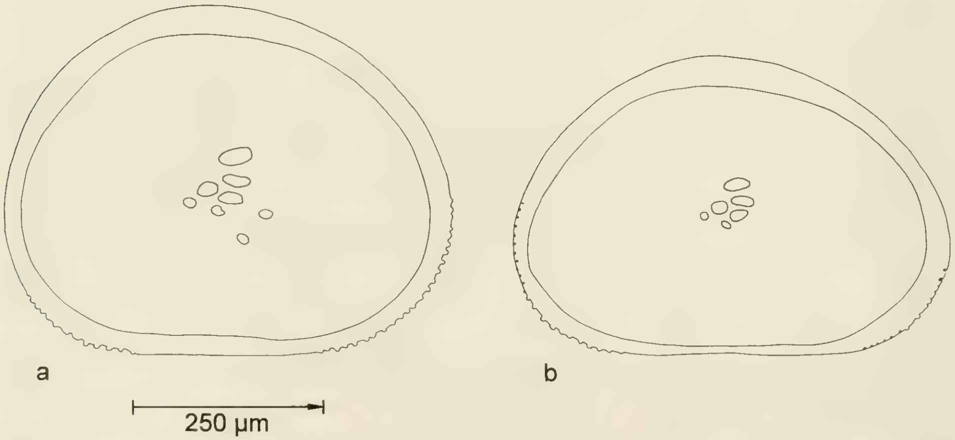


Abb. 14. *Physocypria* sp. und *Physocypria suborbicularis*; Außenansichten rechter Klappen (Betrachtung im Durchlicht). – a: *Physocypria* sp. R (582, 454), Probe Gc 3, b: *P. suborbicularis* R (567, 389), *sulcatus*-Schichten, Probe SF 15.

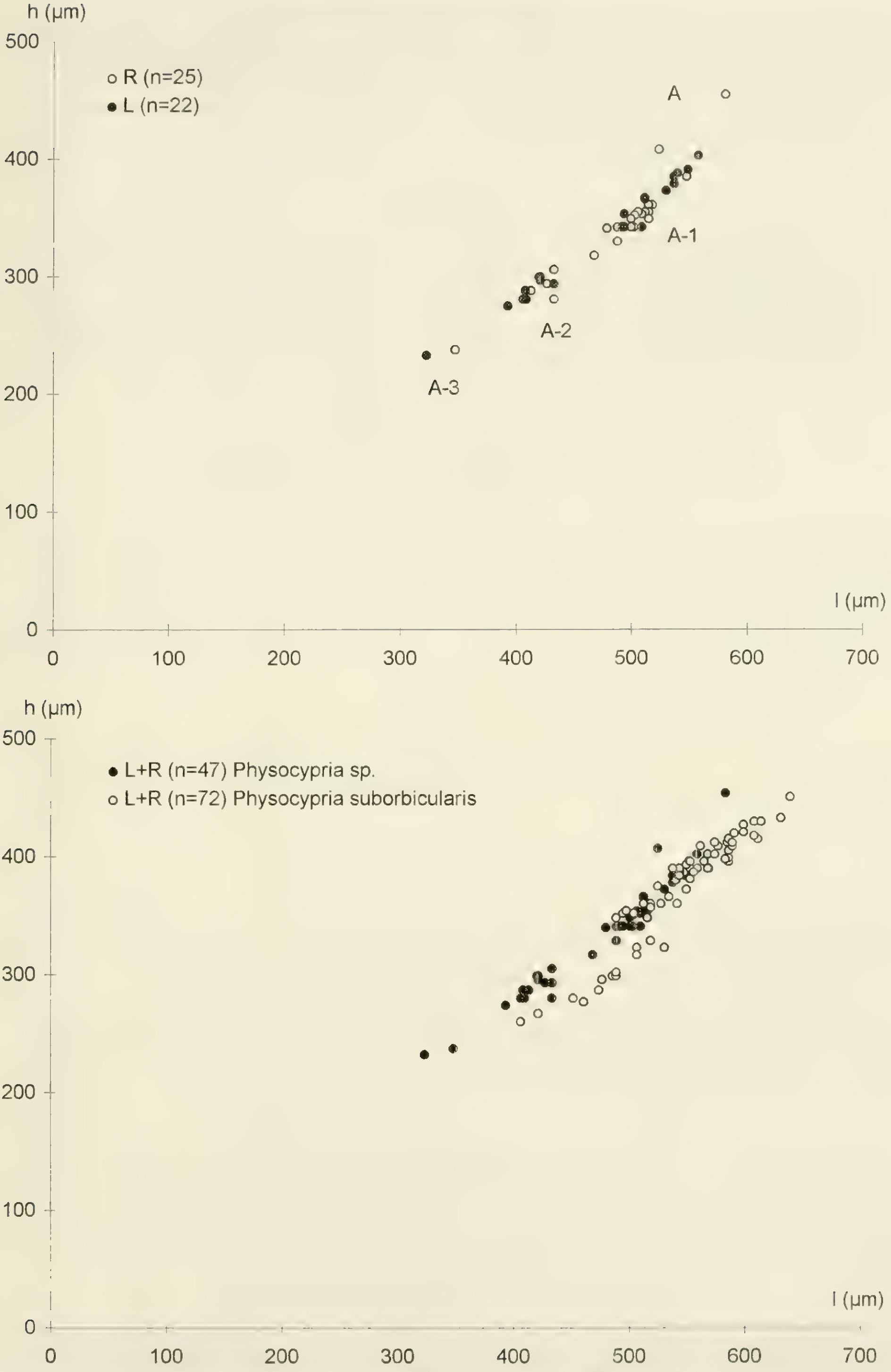


Abb. 15. Oben: *Physocypria* sp.; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben). – Unten: Vergleich der h/l-Diagramme von *Physocypria* sp. und *Physocypria suborbicularis* (*trochiformis*- und *oxystoma*-Schichten, div. Proben).

den gefundenen Larvenstadien sehr deutlich. Die Abgrenzung des letzten Larvenstadiums, A-1, von adulten Schalen ist morphologisch zweifelsfrei möglich, da L und R bei den Larven noch annähernd symmetrisch sind. Metrisch kommt die von A-1 nach A sich einstellende Asymmetrie in der überproportionalen Höhenzunahme zum Ausdruck (Abb. 15 oben).

Ökologie

Die rezenten Arten der Gattung *Physocypria* sind gute Schwimmer und pflanzen sich zweigeschlechtlich fort. Sie kommen in stehenden Gewässern (Seen und temporären Kleingewässern) vor (LÖFFLER & DANIELOPOL 1978). Nach KLIE (1938), NÜCHTERLEIN (1969) und HILLER (1971) sind es thermoeuryplastische, auf das Süßwasser beschränkte Arten, die ganzjährig oder nur in den Sommermonaten auftreten.

Familie Notodromadidae KAUFMANN 1900
Unterfamilie Notodromadinae KAUFMANN 1900

Gattung *Notodromas* LILLJEBORG 1853

Notodromas monacha (O.F. MÜLLER 1776)

Taf. 2, Fig. 4

Material: 1 juvenile L. – SMNS 62910.
Vorkommen: Ge 6.
Meßwerte: l = 608 µm, h = 422 µm, h/l = 0,694.

Es besteht eine sehr gute Übereinstimmung hinsichtlich Größe, Form, Ventralrandstrukturen und Innenlamellenverhältnissen mit einem rezenten Vergleichsexemplar desselben Larvenstadiums aus dem Schmiechener See (Ljuv: l = 611 µm, h = 431 µm, h/l = 0,705).

Ökologie und Stratigraphie

Notodromas monacha ist eine typische Sommerform, die auf dem Rücken schwimmend als Kahmhautfiltrierer auf stehende Gewässer angewiesen ist. Sie wird deshalb als warmstenotherm und rheophob klassifiziert.

Aus quartären Ablagerungen ist *N. monacha* mehrfach nachgewiesen (GRIFFITHS 1995: 81). FREELS (1980: 31) fand eine andere Art, die vermutlich in diese Gattung gehört, *Notodromas*? sp., in altpleistozänen bis obermiozänen Ablagerungen.

Familie Cyprididae BAIRD 1845
Unterfamilie Cypridinae BAIRD 1845

Gattung *Cypris* O.F. MÜLLER 1776

Cypris falki n. sp.

Taf. 7, Fig. 5–8; Taf. 8, Fig. 1–5; Abb. 16; Tab. 23

Holotypus: 1 R (l = 1994 µm, h = 1086 µm, h/l = 0,545), Taf. 7, Fig. 5. – SMNS 62911/1.
Paratypoide: 1 L adult (Taf. 7, Fig. 7), 2 G adult (Taf. 7, Fig. 6, 8), 95 K juvenil, 1 G juvenil (Taf. 8, Fig. 5).
Locus typicus: Steinheimer Becken.

Stratum typicum: Mittelmiozän, *kleini*-Schichten.

Vorkommen: Ga 7, Gc 3, 4, Gd 4, Ge 1–3, 5–8, Gf 1–5(SO), 7, Gg 1–3.

Derivatio nominis: Nach Herrn Falk Stukovski, der die beiden adulten Klappen beim Auslesen der gröberen Schlämmfraktionen fand.

Meßwerte: siehe Tab. 23.

Tab. 23. Meßwerte von *Cypris falki* n. sp.; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(1)	1979	–	1086	–	0,549	–
	R	(1)	1994	–	1086	–	0,545	–
A-4:	L	(3)	923–930	(928)	555–585	(575)	0,601–0,629	(0,620)
	R	(4)	862–975	(936)	534–600	(572)	0,600–0,619	(0,612)
A-5:	L	(23)	598–741	(665)	384–478	(427)	0,630–0,668	(0,642)
	R	(21)	603–698	(658)	379–447	(417)	0,600–0,651	(0,634)
A-6:	L	(26)	457–524	(490)	302–360	(328)	0,635–0,721	(0,669)
	R	(12)	481–518	(500)	311–354	(327)	0,635–0,700	(0,654)
A-7:	L	(3)	354–409	(380)	243–263	(254)	0,643–0,686	(0,669)
	R	(2)	360/387	–	238/256	–	0,661/0,661	–
A-8:	L	(1)	299	–	201	–	0,672	–

Diagnose. – Eine mittelgroße, verhältnismäßig flache Art der Gattung *Cypris* mit einem breiten, bauchig ausgeformten Gehäuse, dessen Vorderende deutlich, das Hinterende schwach schnabelartig zugespitzt ist. Die Schalenoberfläche besitzt eine Grübchenskulptur. Beide Klappen tragen am hinteren Außenrand deutlich ausgeprägte dornförmige Fortsätze.

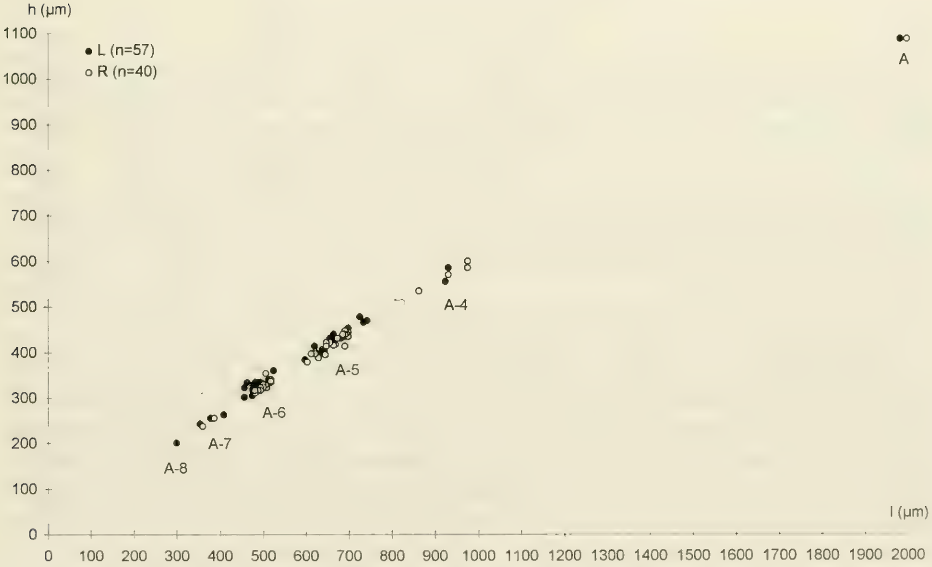


Abb. 16. *Cypris falki* n. sp.; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben). Das Fehlen der Stadien A-3 bis A-1 ist wahrscheinlich erhaltungsbedingt, auf die leichtere Zerbrechlichkeit großer, dünnschaliger Klappen zurückzuführen.

Beschreibung

Gehäuse (Taf. 7, Fig. 6, 8). – In Dorsalansicht besitzt G eine zitronenförmige Gestalt. Das breite, bauchige G ist zum Vorderende schnabelartig zugespitzt; zum Hinterende läuft es etwas weniger spitz zu und weist ein schwach schnabelartiges Ende auf. Es ist deutlich breiter als die halbe Länge (b/l = 0,62–0,64), und die größte Breite befindet sich hinter der Mitte (b_{max} = 0,55–0,56). Die gesamte Schalenoberfläche weist eine Grübchenskulptur auf. Die Ventralseite ist in der Mitte eingebuchtet. L überragt R ventral. Frontal und caudal ist keine Dominanz einer der beiden Klappen erkennbar.

Rechte Klappe (Taf. 7, Fig. 5). – Die größte Höhe befindet sich vor der Mitte (h_{max} = 0,46) und ist etwas größer als die halbe Länge (h/l = 0,55). Vom dorsalen Scheitelpunkt aus fällt der Dorsalrand nach vorn weniger steil ab als nach hinten und geht in den Vorderrand ohne Winkel über. Am Übergang zum Hinterrand ist ein flacher Winkel vorhanden. Der Vorderrand ist breit, der Hinterrand wesentlich enger gerundet. Die hintere Außenleiste trägt 3 deutliche Dorne, wovon sich einer im Bereich des hinteren Tangentenpunktes, einer am Übergang in den Ventralrand und der dritte zwischen diesen beiden befindet. In den Zwischenräumen sind noch kleinere Dornen vorhanden. Der Saum ist ähnlich ausgebildet wie bei *Cypris pubera*.

Linke Klappe (Taf. 7, Fig. 7). – L ist R im Seitenumriß sehr ähnlich. h/l beträgt ebenfalls 0,55; die größte Höhe (h_{max} = 0,45) liegt etwas vor der von R. Der hintere Außenrand trägt wie bei R 3 Dornen in vergleichbarer Anordnung. Hier ist der mittlere am deutlichsten ausgeprägt. Die Verhältnisse der Klappeninnenseite sind soweit erkennbar ähnlich ausgebildet wie bei *Cypris pubera*.

Beziehungen

Gegenüber der Typus-Art der Gattung, *Cypris pubera*, ist *Cypris falki* durch folgende Merkmale unterschieden: die geringere Größe, den niedrigeren h/l-Wert, das breitere und ventral stärker abgeflachte Gehäuse mit seinen schnabelartig auslaufenden Enden, die durchgehende Grübchenskulptur der Schalenoberfläche und die auch bei L vorhandenen dornförmigen Fortsätze am hinteren Außenrand. In dieser Merkmalskombination ist *Cypris falki* auch von den übrigen bekannten *Cypris*-Arten (vgl. z.B. Martens 1990) unterschieden.

Abgrenzung der Larvenstadien

Ob es sich bei der kleinsten hier gefundenen Klappe tatsächlich um das Stadium A-8 handelt, ist nicht gesichert. Die Einstufung erfolgte in Anlehnung an Daten von Heitkamp (1979), nach denen bei Arten dieser Größe die ersten Larvenstadien schon fast 300 µm Länge erreichen. Daß die Stadien A-3 bis A-1 nicht vorhanden sind, ist sehr wahrscheinlich erhaltungsbedingt und auf die leichtere Zerbrechlichkeit großer, dünnschaliger Gehäuse zurückzuführen.

Ökologie und Stratigraphie

Die Typus-Art der Gattung, *Cypris pubera*, ist polythermophil und tritt in unseren Breiten im Frühjahr und Sommer auf. Sie ist schwimmfähig und bewohnt stehende, pflanzenreiche Kleingewässer oder Litoralbereiche von Seen. Bezüglich ihrer

Anpassung an den Calciumgehalt und ihrer Salinitätstoleranz wird sie als titanoeuryplastisch und mesohalophil eingestuft (HILLER 1971).

Die stratigraphische Reichweite der Gattung *Cypris* ist anhand vorhandener Literaturdaten sehr schwer zu beurteilen, da sich unter dieser ältesten Ostrakoden-Gattung noch immer ein Sammelsurium großwüchsiger Arten verschiedener Gattungen verbirgt. Verläßlich belegt ist die Gattung aber aus dem Quartär (GRIFFITHS 1995: 64) und Tertiär. Ein guter tertiärer Beleg ist die von Freels (1980: Taf. 2) in obermiozänen Ablagerungen der Türkei nachgewiesene *Cypris pubera*.

Unterfamilie Eucypridinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Eucypris* VAVRA 1891

Eucypris dulcifons DIEBEL & PIETRZENIUK 1969

Taf. 8, Fig. 6, 7; Tab. 24

* 1969 *Eucypris dulcifons* sp. n. – DIEBEL & PIETRZENIUK: 479, Taf. 9, Fig. 5–8, Abb. 9.
1975 *Eucypris dulcifons* DIEBEL & PIETRZENIUK 1969. – DIEBEL & PIETRZENIUK: 1214, Taf. 5, Bilder 5,6.
1980 *Eucypris dulcifons* DIEBEL & PIETRZENIUK 1969. - FREELS: 17, Taf. 1, Fig. 17–19.
v 1989 *Eucypris* ? sp. – REICHENBACHER: 176, Taf. 3, Fig. 6.

Material: 1 R adult, 5 K juvenil, B. – SMNS 62912.
Vorkommen: Gc 3, 4, Ge 4, Gf 2, 2/3, 3/4, 5, Gg 1.
Meßwerte: siehe Tab. 24.

Tab. 24. Meßwerte von *Eucypris dulcifons*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		l (µm)	h (µm)	h/l	Probe
A:	R	1275	765	0,600	Gc 4
Juv.:	L	1053	603	0,583	Gc 3
	L	1005	563	0,560	Gf 5
	L	506	299	0,591	Gf 2/3
	R	612	319	0,521	Gf 3/4
	R	488	260	0,533	Gf 3/4

Der Holotypus dieser Art ist zwar etwas kleiner als die in Steinheim gefundene adulte R, ansonsten besteht aber eine gute Übereinstimmung. Auch die von FREELS (1980) gefundenen Exemplare sowie die dort angegebenen Meßwerte decken sich gut mit dem Steinheimer Befund. Die größte Höhe (h_{max}) von R liegt nach DIEBEL & PIETRZENIUK (1969) bei 0,43, nach FREELS (1980) bei 0,458 und beim Steinheimer Exemplar bei 0,453. Bereits FREELS (1980: 18) erwähnte, daß *E. dulcifons* auch im Belegmaterial von STRAUB (1952), irrtümlich für Juvenile von *Eucypris* n. sp. (STRAUB 1952: 488) gehalten, vorhanden ist. Es handelt sich dabei um 2 R (l = 1185 µm, h = 660 µm und l = 1005 µm, h = 555 µm) sowie 2 G und ein Bruchstück in Probe Nr. 34.1+2 sowie eine juvenile R in Probe Nr. 40.5.

Ökologie und Stratigraphie

DIEBEL & PIETRZENIUK (1975: 1214) vermuteten bereits bei ihrem zweiten Fund von *E. dulcifons* eine größere Verbreitung dieser Art, die aufgrund der Begleitfauna sowohl in Ablagerungen von Seen als auch von Kleingewässern auftritt.

Stratigraphisch ist *E. dulcifons* vom Untermiozän bis ins Pleistozän belegt (FREELS 1980, Tab. 1). Ihr Vorkommen im STRAUBschen Material beschränkt sich auf die Sylvana-Schichten der OSM.

Eucypris sp.

Taf. 8, Fig. 8

Material: 1 R. – SMNS 62913.
Vorkommen: Gf 3.
Meßwerte: l = 1140 µm, h = 615 µm, h/l = 0,539, h_{max} = 0,476.

Eucypris sp. ähnelt in Größe und Form *Eucypris dulcifons*. Im Unterschied zu dieser fehlt ihr aber die Grübchenskulptur auf der Schalenoberfläche. Außerdem ist sie bei genauerer Betrachtung flacher; h_{max} ist etwas weiter zur Mitte verlagert, und der hintere Schenkel des Dorsalrandes fällt weniger steil und geradlinig ab. Hinsichtlich der geringeren Neigung des hinteren Dorsalrandes unterscheidet sie sich auch von *Eucypris heinrichi* DIEBEL & PIETREZENIUK (1978), der sie ansonsten noch ähnlicher ist. *Eucypris moguntiensis* TRIEBEL 1963 kommt sie hinsichtlich des hinteren Dorsalrandes am nächsten, wenngleich der hintere Dorsalwinkel bei *Eucypris* sp. deutlicher ausgeprägt ist. *Eucypris* sp. ist aber merklich kleiner als *E. moguntiensis*, ihr Gehäuse ist in Dorsalansicht weniger bauchig und läuft im Unterschied zu *E. moguntiensis* am Hinterende spitz zu. Da es sich hier um einen Einzelfund einer nur mäßig erhaltenen Klappe handelt, muß diese Art zunächst noch in offener Nomenklatur verbleiben.

Unterfamilie Dolerocypridinae TRIEBEL 1961

Gattung *Dolerocypris* Kaufmann 1900

Dolerocypris sp.

Taf. 8, Fig. 9, 10; Abb. 17; Tab. 25

Material: 1 L defekt, 3 G, Bruchstücke. – SMNS 62914.
Vorkommen: Ge 2, Gf 3, 5, Gg 1, 2, 3.
Meßwerte: siehe Tab. 18.

Tab. 25. Meßwerte von *Dolerocypris* sp.; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		l (µm)	h (µm)	h/l	Probe
A:	G	1622	600	0,370	Gg 1
	G	1493	585	0,392	Gg 3
	G	1440	570	0,396	Gg 1
	L, defekt	~1700	630	~0,370	Gf 3

Soweit an diesen Stücken überprüfbar, erfüllen sie die von TRIEBEL (1959) für die Gattung aufgeführten Merkmale, mit Ausnahme der Angabe, daß R länger sei als L und diese an beiden Enden deutlich überrage. Bei den Gehäusen aus Steinheim ist dies gerade umgekehrt, L überragt R an beiden Enden. In Übereinstimmung mit den Gattungscharakteristika überragt aber auch bei den Steinheimer Exemplaren L R ventral. In Form, Größe, Beschaffenheit der Schalenoberfläche, Breite der vorderen Innenlamelle und Ausbildung der vorderen Verwachsungszone von L besteht eine gute Übereinstimmung mit dem Gattungstypus *Dolerocypris fasciata* (O.F. MÜLLER 1776).

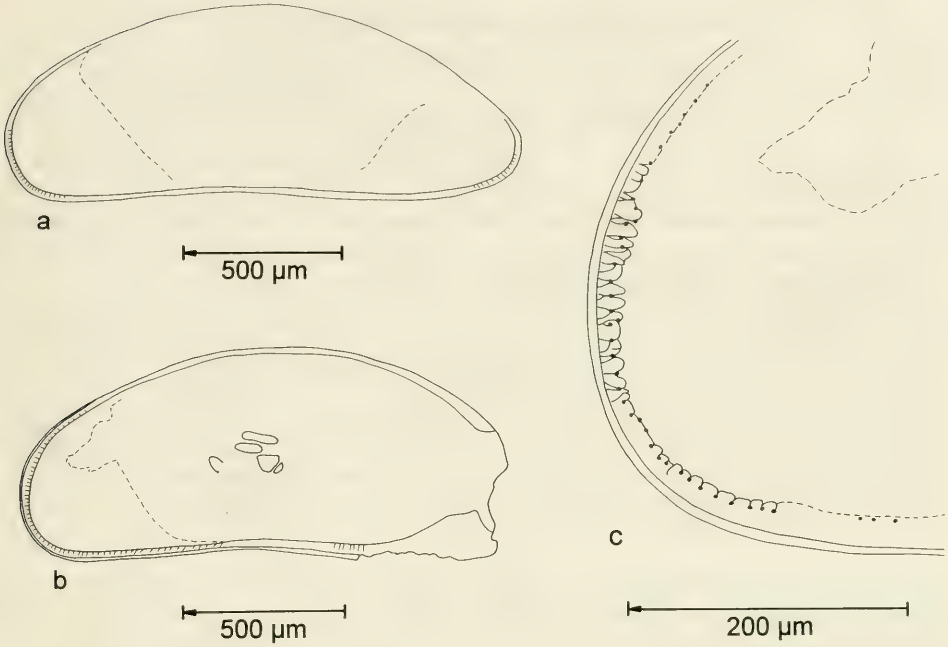


Abb. 17. *Dolerocypris* sp.; Außenansichten (Betrachtung im Durchlicht). – a: linke Seitenansicht von G (1622), Probe Gg 1, b: L (1500, 630), Hinterende abgebrochen, Probe Gf 3, c: Vorderrand mit Porenkanälen (vergrößerter Ausschnitt von b).

Ökologie und Stratigraphie

Die rezente Vergleichsart, *Dolerocypris fasciata,* ist eine stenochrone Sommerform, die stehende Gewässer bewohnt. Sie kann gut schwimmen und bevorzugt schlamm- und vegetationsreiche Biotope. In größeren Seen kommt sie vornehmlich in Ufernähe vor. Nach Nüchterlein (1969) kann sie aufgrund ihrer engen Bindung an diese Bedingungen als stenök bezeichnet werden. Hiller (1971) führt überdies ihre geringe Toleranz gegenüber höheren Chlorid-Gehalten und ihre Vorliebe für kalkreiche Gewässer an.

Fossilnachweise von *Dolerocypris*-Arten sind sehr selten und bleiben aufgrund der meist ungenügenden Erhaltung zum Teil auch fraglich. Ihr Vorkommen im Quartär (Griffiths 1995: 65) und Tertiär ist belegt. Aus dem oligozänen Melanienton Hessens beschrieben Carbonnel & Ritzkowski (1969: 72–73) *Dolerocypris allemanicus*, die durch ihr l/h-Verhältnis von 2,2–2,4 (= h/l: 0,416–0,455) vom Gattungstypus *Dolerocypris fasciata* unterschieden wird, wenngleich aus den Maßangaben zum Holotypus ein h/l-Wert von 0,374 (l/h = 2,67) hervorgeht. In der Unteren Süßwassermolasse (Oligozän) der Schweiz fanden Carbonnel et al. (1985) eine *Dolerocypris* sp. 1, aus deren Maßen sich ein h/l-Wert von 0,318 ergibt, und schließlich handelt es sich bei der von Lutz (1965: 305) aufgeführten *Erpetocypris* sp. juv. (TK-Nr. 5411) aus der OSM-Fundstelle Undorf-Nittendorf wahrscheinlich um eine juvenile Klappe der Gattung *Dolerocypris.* Sie zeigt in der Form eine gute Übereinstimmung mit juvenilen *Dolerocypris* sp.-Exemplaren aus den *kleini*-Schichten.

Unterfamilie Cypricercinae McKenzie 1971

Gattung *Strandesia* Stuhlmann 1888

Strandesia spinosa Stchepinsky 1960

Taf. 9, Fig. 1–5; Tab. 26

* 1960 *Strandesia spinosa* n.sp. – Stchepinsky: 19, pl. 1, fig. 3,4.
v 1969 *Strandesia spinosa* Stchepinsky, 1960. – Carbonnel & Ritzkowski: 65, pl. 1, fig. 4–5.

Material: 48 K, zahlreiche Gehäuse, Bruchstücke. – SMNS-Nr. 62854.
Vorkommen: Gc 4, Ge 1–6, 8, Gf 2–5, 6, 7, Gg 1, 3, 5.
Meßwerte: siehe Tab. 26.

Tab. 26. Meßwerte von *Strandesia spinosa*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(24)	932–1065	(1003)	570–650	(600)	0,564–0,617	(0,598)
	R	(21)	914–1073	(1073)	570–675	(618)	0,601–0,657	(0,629)
A-1(?):	L	(2)	905/915	–	525/540	–	0,580/0,590	–
	R	(1)	885	–	555	–	0,627	–

Eine Neubeschreibung dieser aufgrund ihrer zentrodorsalen Ausstülpung der rechten Klappe sehr markanten Art wird an anderer Stelle gegeben (Janz 1997). Die zunächst naheliegende Vermutung, daß auch die schon mehrfach in tertiären Ablagerungen gefundenen Stacheln (vgl. Straub 1952: 496 + Taf. B, Fig. 53–54, Lutz 1965: 315, Abb. 30 und Carbonnel 1969: 65 + pl. 11, fig. 8) von *Strandesia spinosa* stammen könnten, ließ sich nicht bestätigen. Die zahlreichen Straubschen Schalenbruchstücke mit Stacheln weisen im Unterschied zu den Steinheimer Funden nie eine Dorsalrandpartie auf. Sie sind außerdem meist deutlich länger und anders orientiert. Ein etwas größeres Klappenbruchstück im Belegmaterial von Straub läßt schließlich erkennen, daß diese Stacheln im posteroventralen Bereich entspringen und auch bei L vorhanden sind.

Ökologie und Stratigraphie

Über die Ökologie von *S. spinosa* ist bislang nichts bekannt. Da die rezenten *Strandesia*-Arten circumtropisch-subtropisch verbreitet sind (Hartmann 1989: 893), könnte *S. spinosa* wie bei Carbonnel & Ritzkowski (1969: 76) als Anzeiger für ein warmes Klima gewertet werden. *Strandesia*-Arten sind aus dem Süß- und Brackwasser bekannt, kommen aber auch in Quellen sowie im Interstitial von Fließgewässern vor. Stratigraphisch war *S. spinosa* bisher nur aus oligozänen Ablagerungen, den Mittleren Pechelbronner Schichten im Elsaß (Stchepinsky 1960) und dem Melanienton in Hessen (Carbonnel & Ritzkowski 1969), bekannt. Außer in den *kleini*-Schichten wurde die Art auch in der OSM-Fundstelle Heuchlingen (in Bearbeitung) nachgewiesen. Aufgrund dieser Funde muß von einer großen stratigraphischen Reichweite ausgegangen werden.

Strandesia sp.

Taf. 9, Fig. 6

v 1952 Cypridarum gen. et sp. inc. Nr. 1. – STRAUB: 495, Abb. 16.
v 1965 *Cypricercus* sp. juv. – LUTZ: 300, Abb. 19.

Material: 1 Gehäuse-Steinkern. – SMNS 62915.
Vorkommen: Gg 1.
Meßwerte: l = 1175 µm, h = 687 µm, b = 585 µm, h/l = 0,585, b/l = 0,498, h_{max} = 0,47, b_{max} = 0,50.

Das einzige Exemplar dieser Art aus dem Steinheimer Becken stimmt in Größe und Form sehr gut mit neuen Funden aus der OSM- Fundstelle Heuchlingen überein, die zahlreiche Gehäuse, aber auch Klappen umfassen. Aufgrund dieser Stücke, die an anderer Stelle (JANZ 1997) ausführlich beschrieben werden, erfolgte die Zuordnung zur Gattung *Strandesia.* Die von STRAUB (1952) unter gen. et sp. inc. Nr. 1 aufgeführten Funde aus den Proben 34.1+2 und 34.2., den Sylvana-Schichten der OSM, entsprechen ebenfalls *Strandesia* sp., und auch die von LUTZ (1965) als *Cypricercus* sp. juv. aufgeführte R (TK 5403) aus der OSM-Fundstelle ‚Bahneinschnitt Undorf-Nittendorf' ist *Strandesia* sp. zuzurechnen.

Strandesia (?) sp. juv.

Taf. 9, Fig. 7–10; Abb. 18, 19; Tab. 27

Material: 51 juvenile K, 2 juvenile G, B. – SMNS 62916.
Vorkommen: Gc 2?, Ge 6, 8, Gf 2, 3, 5, 5 (SO), Gg 1.
Meßwerte: siehe Tab. 27.

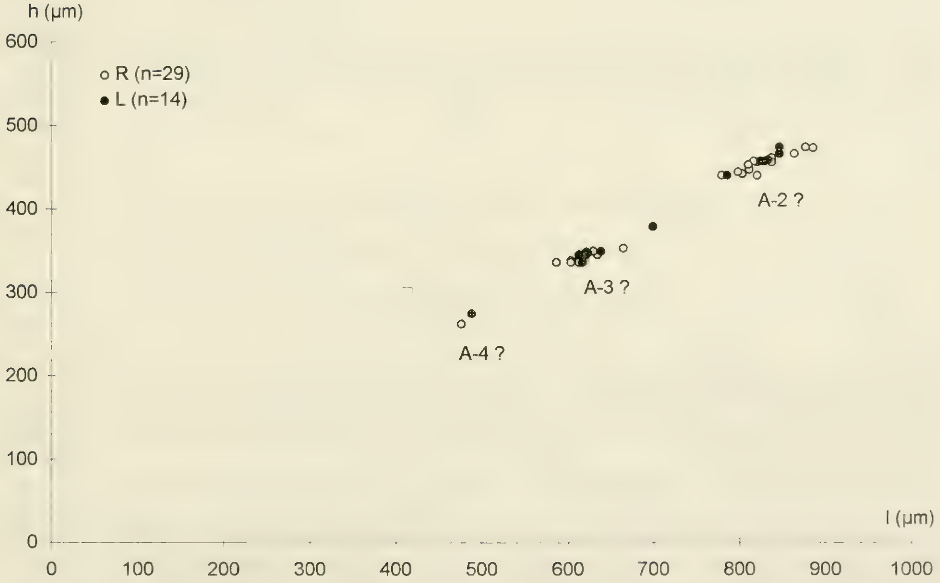


Abb. 18. *Strandesia* (?) sp. juv.; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (Probe Ge 6). Der Rang der unterschiedenen Larvenstadien bleibt wegen des Fehlens adulter Klappen fraglich.

Tab. 27. Meßwerte von *Strandesia* (?) sp. juv.; *kleini*-Schichten (Probe Ge 6).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-2(?):	L	(6)	784–845	(826)	440–474	(459)	0,551–0,561	(0,550)
	R	(15)	778–884	(822)	440–473	(453)	0,535–0,566	(0,551)
A-3(?):	L	(7)	612–698	(633)	336–379	(350)	0,543–0,564	(0,553)
	R	(13)	586–664	(619)	336–353	(343)	0,532–0,573	(0,554)
A-4(?):	L	(1)	488	–	274	–	0,561	–
	R	(1)	476	–	262	–	0,550	–

Eine genaue Zuordnung dieser ausschließlich juvenilen Klappen ist nicht möglich, ihre Zugehörigkeit zur Unterfamilie Cypricercinae ist aber sehr wahrscheinlich. Von *Strandesia* (?) sp. juv. können 3 Larvenstadien unterschieden werden (Abb. 18), deren Rang aber aufgrund des Fehlens von adulten Klappen fraglich bleibt. Möglicherweise handelt es sich um Larvenstadien von *Strandesia* sp.

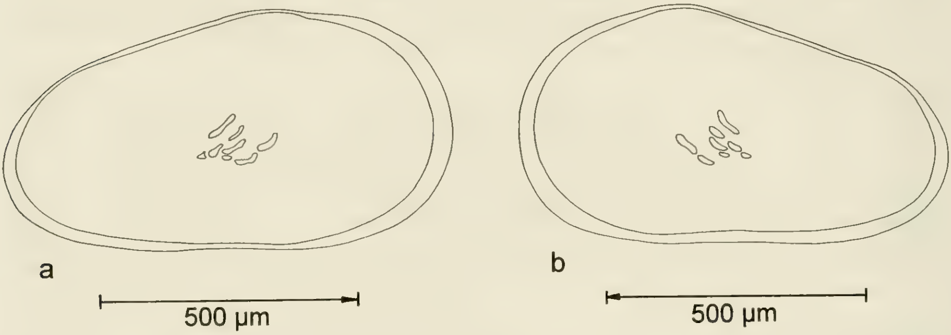


Abb. 19. *Strandesia* (?) sp. juv.; Außenansichten (Betrachtung im Durchlicht). – a: R (862, 466), Probe Ge 6, b: L (828, 457), Probe Ge 6.

Unterfamilie Cyprinotinae Bronstein 1947

Gattung *Cyprinotus* Brady 1886

Cyprinotus inaequalis (Sieber 1905)

Taf. 10, Fig. 1, 2

* 1905 *Cypris inaequalis* n. sp. – Sieber: 337, Textfig. 9, Taf. 9, Fig. 1–4.
1992 *Cyprinotus inaequalis* (Sieber 1905) – Janz: 32, Taf. 6, Fig. 6–9.

Material: 2 juvenile K, 20 G, einige Steinkerne, zahlreiche verdrückte Gehäuse, Bruchstücke. – SMNS 62917.

Vorkommen: Ga 1–5, Gb 2, 6–9, Gc 1–4, Gd 1, 2, Ge 5, 8, Gg 1, 4.

Cyprinotus inaequalis ist bislang nur aus dem Steinheimer Becken bekannt. Außer in den *kleini*-Schichten wurde sie nur noch in einem eng begrenzten Bereich der *oxystoma*-Schichten gefunden. Meßwertangaben zu den Stadien A-4 bis A wurden bereits in einer früheren Untersuchung gegeben (Janz 1992: 33).

Cyprinotus cf. *vialovi* Schneider 1961

Taf. 10, Fig. 3–5; Abb. 20 a; Tab. 28

* 1961 *Cyprinotus vialovi* Schneider sp. n. – Schneider in: Bodina: 117, Taf. 12, Fig. 1 a, b.
1968 *Cyprinotus vialovi* Schneider. – Mandel'shtam & Shneider: 363, Taf. 38, Fig. 2 a, b.
1980 *Heterocypris vialovi* (Snejder 1961). - Freels: 24, Taf. 2, Fig. 13.

Material: 6 juvenile K, Bruchstücke. – SMNS 62918.
Vorkommen: Ga 3, 5, 7, Gb 6, Gc 1–4, Gd 2–4, Ge 1, 5–8, Gf 2, 3, 5, 6.
Meßwerte: siehe Tab. 28.

Tab. 28. Meßwerte von *Cyprinotus* cf. *vialovi*; *kleini*-Schichten (Proben Ga 5, Ge 8).

	n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A-1(?): L	(3)	1020–1095	(1045)	630–675	(645)	0,616–0,618	(0,617)
A-2(?): R	(1)	802	–	509	–	0,635	–
A-3(?): L	(1)	612	–	388	–	0,634	–
R	(1)	612	–	392	–	0,641	–

Bemerkungen zur Taxonomie

Cyprinotus vialovi ist bisher nur unzureichend bekannt und beschrieben. Ihre Form sowie die charakteristische Netzzeichnung auf der Außenlamelle erlauben aber eine vorbehaltliche Zuordnung der Steinheimer Stücke zu dieser Art. Sieht man von der Netzzeichnung ab, sind die gefundenen Klappen zunächst *Cyprinotus inaequalis* sehr ähnlich. In Anlehnung an die für diese Art gegebene Abgrenzung der älteren Larvenstadien (vgl. Janz 1992: 33) und aufgrund des Vorkommens von Schalenbruchstücken, die auf noch größere als die gefundenen Klappen hinweisen, wurde bei der Bewertung der Klappen von *C.* cf. *vialovi* von vergleichbaren Größenklassen ausgegangen. Danach gehören die größten der erhaltenen Klappen dem A-1-Stadium an. Hierher sind wahrscheinlich auch die von Mandel'shtam & Shneider (1968) und Freels (1980) beschriebenen Exemplare zu stellen. Außer der bei *C.* cf. *vialovi* vorhandenen Netzzeichnung ergeben sich aus dem Vergleich der R des A-2-Stadiums gegenüber *C. inaequalis* folgende Unterschiede: *C.* cf. *vialovi* (h/l = 0,635)

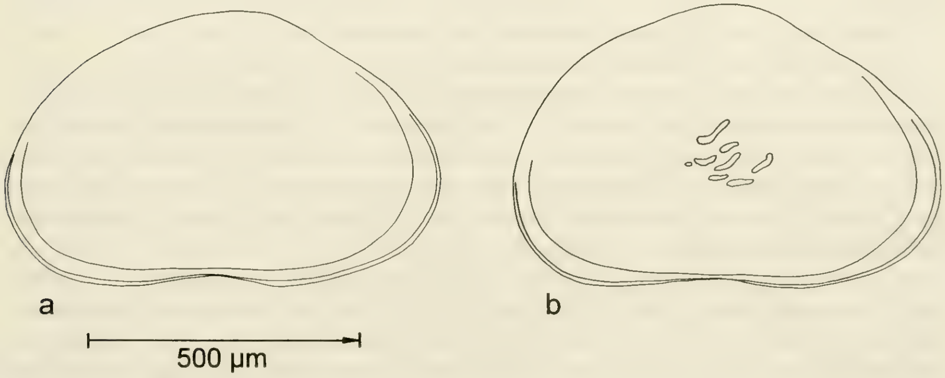


Abb. 20. *Cyprinotus* cf. *vialovi* und *Cyprinotus inaequalis*; Außenansichten rechter Klappen (Betrachtung im Durchlicht). – a: *C.* cf. *vialovi* A-2 (?) (802, 509), Probe Ge 8, b: *C. inaequalis* A-2 (784, 522), *oxystoma*-Schichten, Probe Ph 19.

ist flacher als *C. inaequalis* (h/l = 0,663), die größte Höhe liegt aber bei beiden Arten kurz vor der Mitte (h_{max}: *C.* cf *vialovi* = 0,46, *C. inaequalis* = 0,48). Der hintere Teil des Dorsalrandes, der bei *C.* cf. *vialovi* ohne Winkel in den Hinterrand übergeht, ist bei *C. inaequalis* durch einen schwachen Winkel markiert, und der Hinterrand von *C.* cf. *vialovi* ist weniger breit gerundet (vgl. Abb. 20). Am Vorderrand von R ist der Saum bei *C.* cf. *vialovi* weiter nach proximal verlagert und deutlicher leistenartig ausgebildet als bei *C. inaequalis* (vgl. Taf. 10, Fig. 3 und JANZ 1992: Taf. 6, Fig. 7 a).

Stratigraphie

C. vialovi war bisher aus dem Pliozän (MANDEL'SHTAM & SHNEIDER 1968: 364) und dem Obermiozän (FREELS 1980: 25 und Tab. 1) bekannt. Außer in den *kleini*-Schichten wurden auch in den Seeablagerungen des Nördlinger Rieses und in der OSM-Fundstelle Heuchlingen (beide in Bearbeitung) zahlreiche Schalenbruchstücke gefunden, die sehr wahrscheinlich von dieser Art stammen.

Gattung *Heterocypris* CLAUS 1893

Heterocypris sp. 3

Taf. 10, Fig. 6–9; Taf. 11, Fig. 1; Abb. 21; Tab. 29

Material: 53 K, 40 G. – SMNS 62919.
Vorkommen: Ga 7, Gc 2, 3, 4, Ge 1–5, 8, Gf 1–5, 6, Gg 1(?), 3(?).
Meßwerte: siehe Tab. 29.

Tab. 29. Meßwerte von *Heterocypris* sp. 3; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A(?):	L	(10)	659–806	(700)	379–474	(411)	0,571–0,601	(0,588)
	R	(13)	655–815	(731)	379–483	(425)	0,572–0,593	(0,581)
A-1(?):	L	(5)	569–646	(610)	337–362	(353)	0,560–0,592	(0,579)
	R	(22)	552–716	(626)	319–414	(359)	0,547–0,590	(0,574)
A-2:	L	(2)	491/500	–	293/284	–	0,597/0,568	–
	R	(1)	474	–	274	–	0,578	–

Beschreibung

Heterocypris sp. 3 ist eine – gemessen am Gattungstypus, *Heterocypris incongruens* – kleine und relativ breite *Heterocypris*-Art.

Gehäuse. – In Dorsalansicht weist das Gehäuse eine ellipsoide Form auf. Es ist breiter als die halbe Länge (b/l = 0,52); die breiteste Stelle liegt hinter der Mitte (b_{max} = 0,56). Das Vorderende ist schmal gerundet und auf der rechten Seite leicht eingebuchtet. Das Hinterende ist vergleichsweise breit gerundet. L überragt R allseitig und besitzt einen anterodorsalen Lappen. Die Schalenoberfläche ist glatt und von zahlreichen Porenkanälen durchzogen.

Rechte Klappe. – Die größte Höhe befindet sich hinter der Mitte (h_{max} = 0,54) und ist deutlich größer als die halbe Länge (h/l = 0,59). Der Dorsalrand bildet an der höchsten Stelle keinen ausgesprochenen Scheitelpunkt. Er ist konvex gebogen und fällt nach vorn stärker ab als nach hinten. Der vordere Dorsalschenkel verläuft fast gerade bis leicht konkav, der hintere fällt mit einer schwach konvexen Biegung ab. Beide gehen ohne Winkel in die Seitenränder über. Der Hinterrand ist breiter gerundet als der Vorderrand. Nahezu der gesamte Vorderrand sowie der posteroventrale

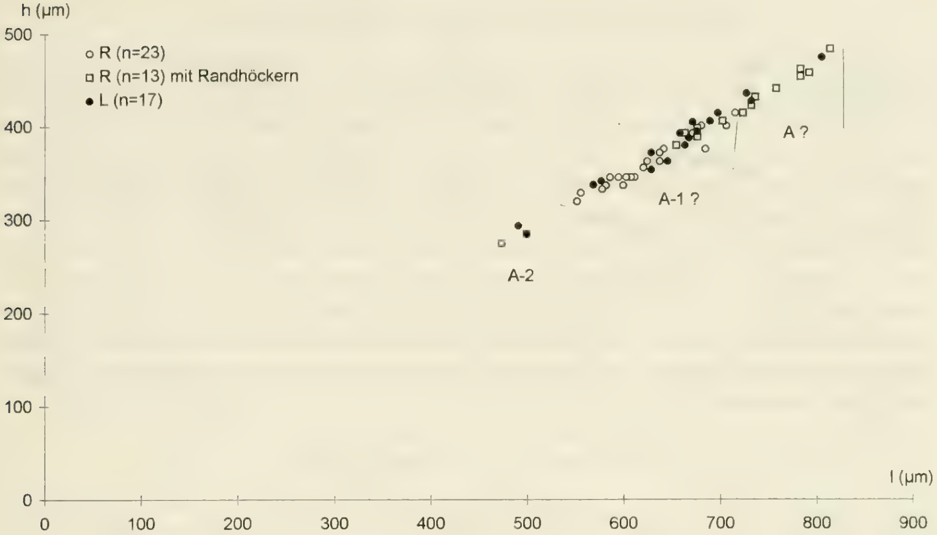


Abb. 21. *Heterocypris* sp. 3; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben). Zur Abgrenzung von A? und A-1? siehe Text.

Bereich des Hinterrandes tragen deutliche Randhöcker. Der Ventralrand ist in der Mitte leicht eingebuchtet. Der Innenrand verläuft vorn und hinten etwa parallel zum Außenrand. Die vordere Innenlamelle ist etwa doppelt so breit wie die hintere.

Linke Klappe. – Die größte Höhe befindet sich etwas weiter vorn als bei R (h_{max} = 0,51). Der h/l-Wert entspricht dem von R. Im Unterschied zu R ist der hintere Dorsalschenkel schwächer gebogen, es fehlen die Randhöcker, und der Ventralrand ist gerade bis leicht konvex.

Beziehungen

Heterocypris sp. 3 ist von den anderen bisher in den Steinheimer Seeablagerungen gefundenen *Heterocypris*-Arten deutlich unterschieden. Gegenüber der Ausgangsform von *Heterocypris steinheimensis* aus den *steinheimensis*-Schichten unterscheidet sie sich durch: ihre geringere Länge, ihren höheren h/l-Wert, der Lage von h_{max} hinter der halben Länge, dem breiter gerundeten Hinterrand, dem geraden bis leicht konvexen Ventralrand von L und vor allem dem wesentlich breiteren Gehäuse. Von *Heterocypris* sp. 1 ist sie schon durch ihre deutlich geringere Größe und von *Heterocypris* sp. 2 durch ihre gedrungenere Form und der Lage von h_{max}, die bei *Heterocypris* sp. 2 vor der halben Länge liegt, abgegrenzt. *Heterocypris* sp. 3 ist auch mit keiner der von Straub (1952) gefundenen *Heterocypris*-Arten, *Cyprinotus* cf. *francofurti*, *Cyprinotus* sp. inc. a und *Cyprinotus* sp. inc. b, identisch, und auch unter den in Mandel'shtam & Shneider (1968) zahlreichen unter *Cyprinotus* aufgeführten tertiären Arten weisen allenfalls die Arten *Cyprinotus ferganensis* Schneider 1963 und *Cyprinotus lectus* Mandelstam 1963 Ähnlichkeit mit ihr auf. Da die Situation in den in Betracht zu ziehenden Gattungen *Cyprinotus* und *Heterocypris* derzeit noch sehr unklar ist, muß *Heterocypris* sp. 3 noch in offener Nomenklatur verbleiben.

Abgrenzung der Entwicklungsstadien

Das h/l-Diagramm ermöglicht keine klare Abgrenzung der Stadien A und A-1. Um dennoch eine Einschätzung der Größenvarianz von A geben zu können, wurde als Hilfskriterium für A das Vorhandensein von Randhöckern bei R verwendet. Die kleineren R mit deutlichen Randhöckern liegen dabei aber im gleichen Größenbereich wie die größeren ohne Randhöcker, die dem Stadium A-1 zugeordnet werden. Für L war diese Differenzierung und damit die Entscheidung der Zuordnung im Überlappungsbereich nicht möglich. Hier wurde die A/ A-1-Grenze im Größenbereich entsprechend den kleinsten R mit Randhöckern festgelegt. Die unklare Abgrenzbarkeit dürfte auf die Variabilität zwischen verschiedenen Populationen (unterschiedliche Proben) und möglicherweise auch auf einen Geschlechtsdimorphismus zurückzuführen sein, der aufgrund mangelnder Gonadenabdrücke aber nicht belegt werden kann.

Ökologie und Stratigraphie

Die rezenten Arten der Gattung *Heterocypris* weisen ein breites ökologisches Spektrum auf. Sie sind schwimmfähig und kommen allgemein in stehenden Gewässern, Seen und periodischen Kleingewässern, aber auch im Brackwasser vor.

Die Gattung ist aus dem Quartär (GRIFFITHS 1995: 70) und Tertiär belegt.

Heterocypris sp. 4

Taf. 11, Fig. 2

Material: 1 G, 1 verdrücktes G. – SMNS 62920.
Vorkommen: Gd 4, Gg 1.
Meßwerte: l = 953 µm, h = 570 µm, b = 353 µm, h/l = 0,598, b/l = 0,370, h_{max} = 0,46, b_{max} = 0,61.

Heterocypris sp. 4 ist der Ausgangsform von *Heterocypris steinheimensis* zwar ähnlich, überschreitet aber hinsichtlich der gemessenen Formparameter jeweils deren Werte. Sie ist relativ höher, schmäler, und die Lage von b_{max} liegt noch deutlicher hinter der Mitte als bei *H. steinheimensis*.

Unterfamilie Cypridopsinae KAUFMANN 1900

Gattung *Cypridopsis* Brady 1867

Cypridopsis biplanata STRAUB 1952

Taf. 11, Fig. 3–9; Abb. 22, 23, 24 a; Tab. 30

v*1952 *Cypridopsis biplanata* n. sp. – STRAUB: 493, Taf. B, Fig. 51–52, Abb. 15.
1964 *Cypridopsis biplanata* STRAUB, 1952. – KHEIL: 37, Taf. 3, Abb. 3–6, Taf. 4, Abb. 5.
1985 *Cypridopsis biplanata* STRAUB, 1952. – CARBONNEL et al. : 250, pl. 8, fig. 7–8.

Material: > 100 K und G. – SMNS 62921.
Vorkommen: Ga 2–5, 7, Gc 2–4, Gd 2–4, Ge 1, 3, 5–8.
Meßwerte: siehe Tab. 30.

Tab. 30. Meßwerte von *Cypridopsis biplanata*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A(?):	L	(6)	390–398	(395)	226–247	(237)	0,571–0,624	(0,599)
	R	(4)	390–409	(399)	244–256	(250)	0,616–0,637	(0,626)
A-1(?):	L	(32)	345–384	(366)	198–232	(218)	0,569–0,624	(0,594)
	R	(30)	348–384	(367)	206–238	(221)	0,575–0,644	(0,603)
A-2(?):	L	(2)	323/335	–	197/201	–	0,610/0,600	–
	R	(6)	330–341	(336)	195–207	(201)	0,572–0,618	(0,597)

Vergleich mit dem Typus-Material und anderen Funden

Mit Ausnahme der Größenangaben erfüllen die Steinheimer Stücke die von Straub (1952) gegebene Artbeschreibung. Leider ist die einzige Klappe im Straubschen Belegmaterial, der Holotypus, beschädigt, weshalb der unmittelbare Vergleich nur anhand von Gehäusen möglich war. Die Gehäuse der Straubschen Kollektion (eigene Messungen: 0,488–0,500 µm Länge) sind etwa 0,1 mm länger als die Steinheimer. Sie sind relativ schlanker (Straub-Kollektion: b/l = 0,612; Steinheimer Exemplare: b/l = 0,656–0,677), und ihre größte Breite ist noch weiter nach hinten verlagert als bei den Steinheimer Exemplaren (Straub-Kollektion: b_{max} = 0,61–0,64; Steinheimer Exemplare: b_{max} = 0,59). Hinsichtlich des h/l-Verhältnisses sowie der Lage der größten Höhe besteht Übereinstimmung (h_{max} = 0,51–0,52). Daß trotz der genannten Unterschiede die Zuordnung der Steinheimer Stücke zu *Cypridopsis biplanata* gerechtfertigt erscheint, wird durch ihr Vorkommen in zwei weiteren Fundstellen, im Nördlinger Ries und der OSM-Fundstelle Wannenwaldtobel, Fischbach (beide in Bearbeitung) gestützt, in denen *C. biplanata* eine mittlere Größe (439–457 µm) besitzt. Schließlich entsprechen auch die von Kheil (1964: 37) angegebenen Längenwerte in etwa denen der Steinheimer Exemplare. Die nach Malz (1977) zur Kennzeichnung cypridopsiner Arten wichtigen Strukturen des Ventralrandes sind in Abb. 24 a dokumentiert.

Abgrenzung der Entwicklungsstadien

Die Gesamtheit der Höhen-Längen-Meßwerte von Exemplaren verschiedener Fundstellen der *kleini*-Schichten (Abb. 23 oben) lassen keine eindeutigen Abgren-

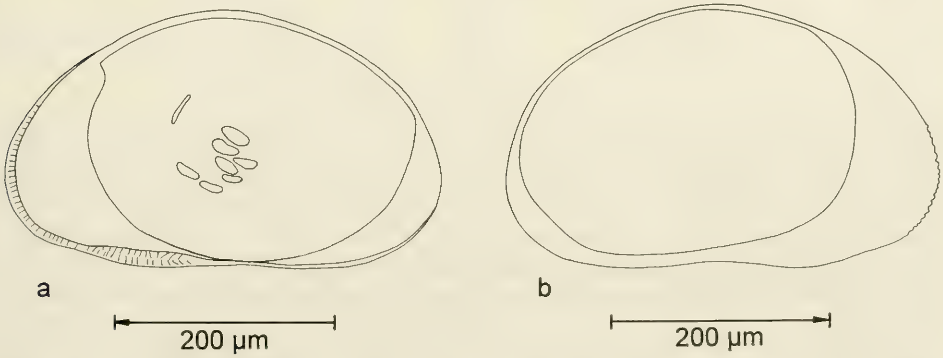


Abb. 22. *Cypridopsis biplanata*; Außenansichten (Betrachtung im Durchlicht). – a: L (393, 243), Probe Ga 5, b: R (396, 244), Probe Ga 5.

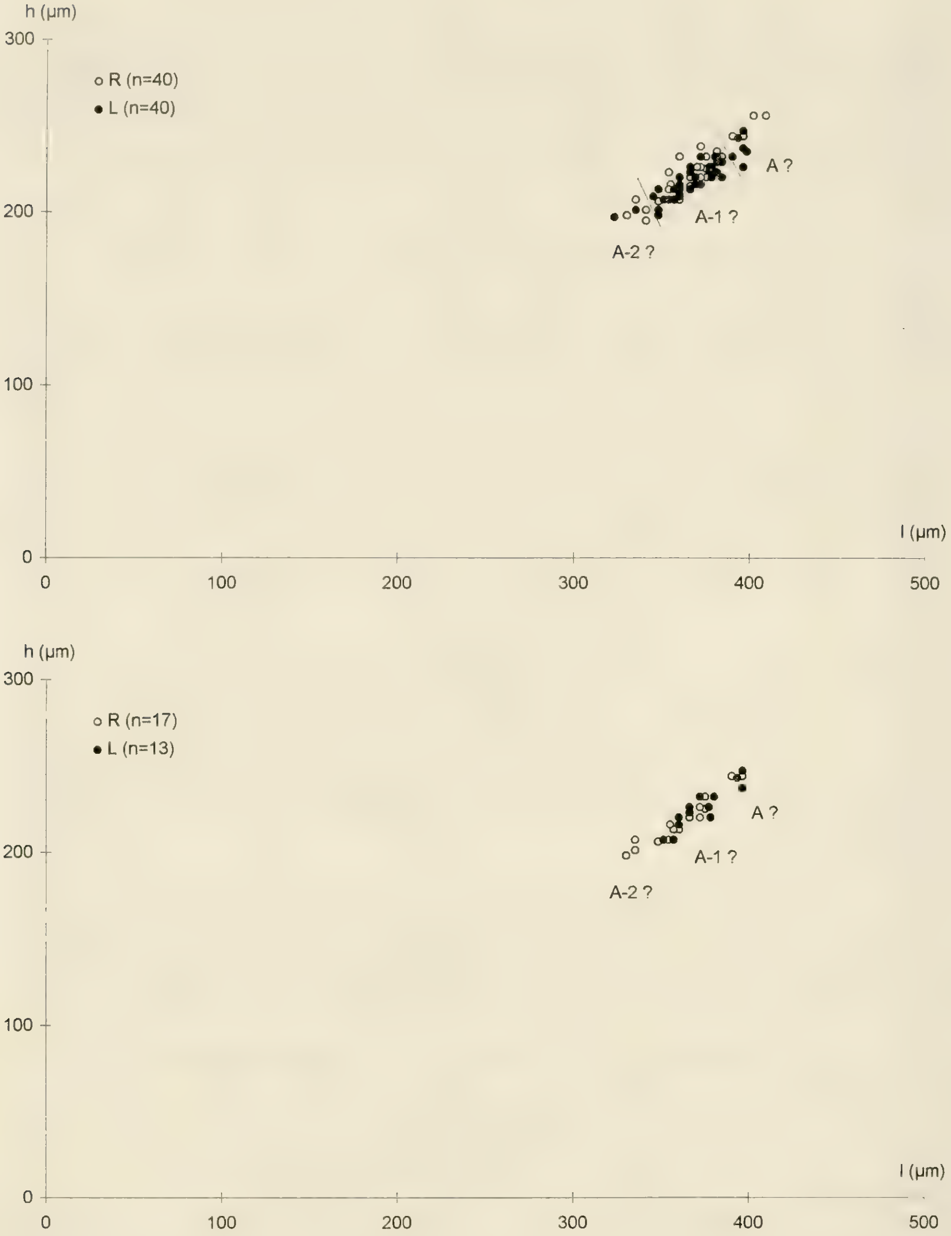


Abb. 23. *Cypridopsis biplanata*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten. – Oben: Proben verschiedener Schurfe, unten: Proben des Schurfs Ga.

zungen der verschiedenen Entwicklungsstadien erkennen. Deutlicher wird dies in Abb. 23 unten, in der nur die Werte einer Schurfstelle berücksichtigt sind. Trotzdem bleiben die angegebenen Grenzen unsicher und sind daher mit einem (?) versehen. Da *Cypridopsis biplanata,* wie oben diskutiert, anscheinend eine beachtliche Größenvariabilität aufweist, sind auch die hier angeführten Abgrenzungen sicherlich nicht für alle Populationen dieser Art zutreffend.

Ökologie und Stratigraphie

Die rezenten Arten der Gattung *Cypridopsis* sind in der Regel gute Schwimmer, die vor allem in stehenden Gewässern vorkommen. Wie der Gattungstypus, *Cypridopsis vidua*, bevorzugen viele *Cypridopsis*-Arten pflanzenreiche Kleingewässer bzw. die Litoralzone von Seen und sind meist auch Sommerformen.

Arten der Gattung *Cypridopsis* sind aus dem Quartär (GRIFFFITHS 1995: 61) und Tertiär (MALZ 1977) mehrfach belegt.*Cypridopsis biplanata* ist bislang nachgewiesen aus den Sylvana-Schichten der OSM (STRAUB 1952), der OSM-Fundstelle Le Locle in der Schweiz (CARBONNEL et al. 1985) und der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens (KHEIL 1964). Neben dem hier behandelten Vorkommen in den *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens kommt sie auch in den mittelmiozänen Ablagerungen des Nördlinger Rieses und der OSM-Fundstelle Wannenwaldtobel, Fischbach vor.

Cypridopsis cucuroni CARBONNEL 1969

Taf. 11, Fig. 10, 11; Taf. 12, Fig. 1–3; Abb. 24 b; Tab. 31

* 1969 *Cypridopsis cucuroni* n. sp. – CARBONNEL: 56, fig. 7f, pl. 1, fig. 25.

Material: 4 K, 42 G. – SMNS 62922.

Vorkommen: Gf 1–5(SO).

Meßwerte: Gehäuse (1): l = 415 µm, b = 274 µm, b/l = 0,66, b_{max} = 0,61; Klappen: siehe Tab. 31.

Tab. 31. Meßwerte von *Cypridopsis cucroni*; *kleini*-Schichten (Proben Gf 2/3, Gf 5(SO)).

		n	l (µm)	h (µm)	h/l	h_{max}	Probe
A:	L	(1)	421	276	0,656	0,493	Gf 2/3
	R	(1)	418	274	0,656	0,519	Gf 2/3
	R	(1)	420	271	0,645	–	Gf 5(SO)
A-1(?):	R	(1)	378	234	0,619	–	Gf 5(SO)

Kurzbeschreibung

Eine kleine *Cypridopsis*-Art mit deutlicher Grübchenskulptur auf der Schalenoberfläche, deren Gehäusebreite und -höhe etwa gleich sind. Beide Maße sind größer als die halbe Länge (b/l und h/l = 0,65–0,66). In Dorsalansicht ist das Gehäuse eiförmig. Von der größten Breite, die deutlich hinter der Mitte liegt (b_{max} = 0,61), verjüngt sich das Gehäuse nach vorn gleichmäßig zu einem schmal gerundeten Vorderende; das Hinterende ist sehr breit gerundet. L überragt R allseitig. In der Seitenansicht weist der Dorsalrand einen Scheitelpunkt auf, der bei L knapp vor (h_{max} = 0,49), bei R knapp hinter der Mitte (h_{max} = 0,52) liegt. Der vordere Dorsalrandschenkel fällt mit einer leicht konvexen Biegung ab und geht ohne Winkel in den Vorderrand über. Der hintere fällt fast gerade ab und bildet am Übergang in den

Hinterrand einen stumpfen Winkel, der bei L deutlicher ausgeprägt ist als bei R. Der Ventralrand ist bei R in der Mitte eingebuchtet, bei L nahezu gerade. Die Strukturen der ventralen Verwachsungszone von L sind in Abb. 24 b dargestellt.

Stratigraphie

Bisher ist *Cypridopsis cucuroni* nur aus dem Bassin Sud du Lubéron: Cucuron-Gabaru (Obermiozän) und aus den *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens bekannt.

Cypridopsis sp. 1

Taf. 12, Fig. 4–6; Abb. 24 c; Tab. 32

Material: 2 adulte K, 9 adulte G, 3 juvenile K (?), 17 juvenile G (?). – SMNS 62923.
Vorkommen: Gf 1, 2, 2/3(?), 3(?), 3/4, 5(?), 5(SO).
Meßwerte: Gehäuse (1): l = 573 µm, b = 325 µm, b/l = 0,567, b_{max} = 0,59; Klappen: siehe Tab. 32.

Tab. 32. Meßwerte von *Cypridopsis* sp. 1; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	h (µm)	h/l	h_{max}	Probe
A:	L	(1)	561	308	0,549	0,545	Gf 3/4
	R	(1)	591	332	0,562	0,543	Gf 5(SO)
Juv.(?)	L	(1)	421	232	0,551	–	Gf 5
	R	(1)	408	223	0,547	–	Gf 3/4

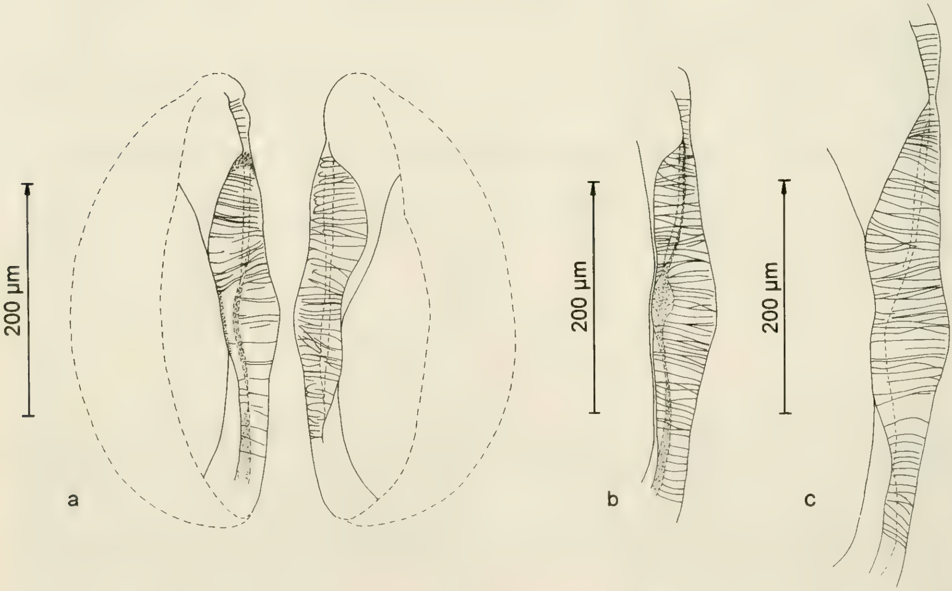


Abb. 24. Innenansichten des Ventralrandes der drei *Cypridopsis*-Arten der *kleini*-Schichten (Betrachtung im Durchlicht von schräg-dorsal). – a: *Cypridopsis biplanata* L (393, 243) und R (396, 244), Probe Ga 5, b: *Cypridopsis cucuroni* L (421, 276), Probe Gf 2/3, c: *Cypridopsis* sp. 1 L (561, 308), Probe Gf 5(SO).

Kurzbeschreibung

Eine mittelgroße *Cypridopsis*-Art mit einem in Dorsalansicht schlank-ovalen Gehäuse. Die größte Breite liegt hinter der Mitte (b_{max} = 0,59) und ist größer als die halbe Länge (b/l = 0,57). Das Vorderende ist schmal, das Hinterende breit gerundet. Die Schalenoberfläche ist weitgehend glatt; an einigen Stellen sind schwache Grübchen erkennbar. L überragt R allseitig. In Seitenansicht betrachtet weist der Dorsalrand einen Scheitelpunkt auf, der bei beiden Klappen kurz hinter der Mitte liegt (h_{max} = 0,54). Der vordere Dorsalschenkel fällt gerade bis leicht konvex ab und geht ohne Winkel in den Vorderrand über; der hintere Schenkel fällt gerade ab und geht mit einem schwachen Winkel in den Hinterrand über. Der Ventralrand ist in der Mitte bei R sehr schwach eingebuchtet, bei L gerade. Die vordere Innenlamelle ist bei beiden Klappen breit ausgebildet. Sie ist etwa 4 mal so breit wie die hintere. Die freie Innenlamelle ist vorn etwa 5 mal so breit wie die Verwachsungszone und hinten etwa gleich breit wie diese. Die Strukturen der ventralen Verwachsungszone von L sind in Abb. 24 c dargestellt.

Gattung *Cavernocypris* HARTMANN 1964

Cavernocypris subterranea (WOLF 1920)

Taf. 12, Fig. 7–9; Abb. 25; Tab. 33

Material: 16 K, Bruchstücke. – SMNS 62924.
Vorkommen: Gb 6, Gc 1–4.
Meßwerte: siehe Tab. 33.

Tab. 33. Meßwerte von *Cavernocypris subterranea*; *kleini*-Schichten (div. Proben) und Quelle im Schönbuch (Kirnbachtal) bei Tübingen.

1. Steinheimer Becken, *kleini*-Schichten:

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A:	L	(5)	629–672	(644)	319–341	(330)	0,501–0,534	(0,513)
	R	(6)	603–642	(626)	319–332	(324)	0,503–0,529	(0,517)
A-1:	L	(2)	578/582	–	302/302	–	0,522/0,519	–
A-2:	L	(1)	470	–	256	–	0,545	–
A-3:	L	(2)	396/415	–	220/226	–	0,556/0,545	–

2. Rezent, Schönbuch (Kirnbachtal) bei Tübingen:

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A:	L	(1)	681	–	336	–	0,493	–
	R	(3)	612–647	(635)	315–319	(318)	0,493–0,515	(0,501)
A-1:	L	(4)	537–591	(564)	287–304	(295)	0,514–0,534	(0,523)
	R	(1)	530	–	271	–	0,511	–
A-2:	L	(2)	451/463	–	244/250	–	0,540/0,541	–
	R	(3)	457–476	(465)	244–256	(250)	0,534–0,540	(0,537)
A-3:	L	(2)	396/402	–	216/226	–	0,545/0,562	–
	R	(1)	402	–	223	–	0,555	–
A-4:	L	(1)	317	–	183	–	0,577	–
	R	(2)	318/329	–	189/189	–	0,594/0,574	–
A-5:	R	(1)	274	–	159	–	0,580	–

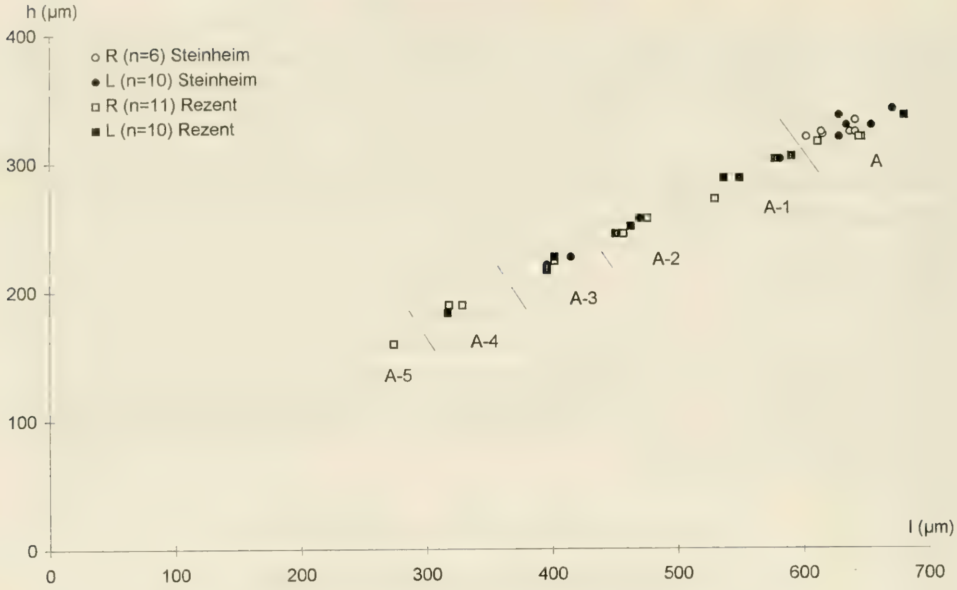


Abb. 25. *Cavernocypris subterranea*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben) und rezenter Exemplare (Quelle im Kirnbachtal, Schönbuch bei Tübingen).

Vergleich mit rezenten Exemplaren

Verglichen mit den in Marmonier et al. (1989: 227) für das Adult-Stadium rezenter Exemplare angegebenen Meßwerten (l = 678–712 µm, h = 321–349 µm) sind die Steinheimer Exemplare kleiner. Eine gute Übereinstimmung besteht aber mit den Werten einer rezenten Population aus dem Schönbuch bei Tübingen (vgl. Janz 1983, Fundstelle 22), die auch für die Einordnung der Larvenstadien herangezogen wurde (vgl. Abb. 25). Auch beim morphologischen Vergleich mit diesen rezenten Klappen konnten keine wesentlichen Unterschiede festgestellt werden.

Ökologie und Stratigraphie

Die rezenten Arten der Gattung *Cavernocypris* wurden von Marmonier et al. (1989) ausführlich behandelt. In dieser Arbeit sind auch die ökologischen Daten zu *Cavernocypris subterranea* zusammenfassend dargestellt. *C. subterranea* ist nicht schwimmfähig. Sie ist kaltstenotherm, lebt in Quellen, dem Interstitial von Fließgewässern, dem Grundwasser und dem Litoral von Bergseen. Fossil wurde die Art bislang ausschließlich in quartären Ablagerungen nachgewiesen (vgl. Marmonier et al. 1989: 248, Griffiths 1995: 61). Das Vorkommen in den *kleini*-Schichten stellt somit den bisher ältesten Fund dieser Art sowie den der Gattung *Cavernocypris* überhaupt dar. Er stützt die Annahme von Marmonier et al. (1989: 268–269), daß Arten dieser Gattung bereits im Tertiär Kaltwasserhabitate in Mitteleuropa besiedelt hatten.

Gattung *Potamocypris* Brady 1870

Vorbemerkungen zur Taxonomie. – Die Zuordnung zur Gattung *Potamocypris* ist vor allem aufgrund der linken Klappen mit ihren vorn und hinten weit über den Saum hinaus verlängerten Außenleisten („flange“) möglich. Die rechten Klappen sind mit ihrem peripher stehenden Saum wesentlich einfacher und merkmalsärmer gebaut. Um die zahlreichen *Potamocypris*-Funde der Proben aus den *kleini*-Schichten differenzieren zu können, wurden deshalb ausschließlich linke Klappen betrachtet. Auch bei dieser Vorgehensweise ist das Erkennen einer Morphospezies nicht einfach, da über die Variationsbreiten von Größe, Form, Oberflächenstruktur sowie der Saum- und Außenleistenstrukturen keine Daten verfügbar sind. Mit Hilfe von h/l-Diagrammen wurde daher versucht, zuvor definierte Typen auch metrisch zu kennzeichnen. Da ein Vergleich mit bekannten Arten auf dieser Ebene mangels entsprechender Daten noch nicht möglich ist, mußten 2 Arten in offener Nomenklatur belassen werden. Die für einen fundierteren Vergleich notwendige Einbeziehung weiterer Merkmale wie Gehäuseform und Feinstrukturen konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht geleistet werden.

Potamocypris gracilis (Sieber 1905)

Taf. 13, Fig. 1, 2; Abb. 26; Tab. 34

Material: 42 L (vermessen), zahlreiche R und G. – SMNS 62925.
Vorkommen: Ga 1?, 3?, 5, 7?, Gb 6, 9, Gd 2, 3?, 4, Ge 2, 3, 5–8, Gf 1.
Meßwerte: siehe Tab. 34.

Tab. 34. Meßwerte von *Potamocypris gracilis*; *kleini*-Schichten (div. Proben) und *steinheimensis*-Schichten (Janz 1992: Tab. 14).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
kleini-Schichten:								
A:	L	(42)	463–561	(505)	242–305	(266)	0,494–0,559	(0,528)
steinheimensis-Schichten (vgl. Janz 1992: Tab. 14):								
A:	L	(11)	476–534	(505)	250–293	(271)	0,524–0,556	(0,537)

Unter den zur Abgrenzung der *Potamocypris*-Arten der *kleini*-Schichten definierten Typen, stellt *Potamocypris gracilis* den glattschaligen, flachrückigen Typus dar. Die Art-Zuordnung erfolgte aufgrund der guten Übereinstimmung mit Exemplaren aus den *steinheimensis*-Schichten (vgl. Tab. 34 und Abb. 26).

Ökologie und Stratigraphie

Das ökologische Spektrum der rezenten *Potamocypris*-Arten reicht von nicht schwimmfähigen Bodenformen, die im Grundwasser, in Quellen und dem Rhithral vorkommen, bis zu schwimmfähigen Arten stehender, warmer und pflanzenreicher Gewässer. Eine ökologische Zuordnung fossiler Arten anhand ihrer Schalenmorphologie ist nicht möglich. *P. gracilis* wurde in einer früheren Untersuchung (Janz 1992) aufgrund ihres den Litoralformen gegenläufigen Häufigkeitsmusters als nicht schwimmfähige Bodenform klassifiziert.

P. gracilis ist in allen Schichteinheiten der Steinheimer Seeablagerungen vorhanden. Darüber hinaus wurde ihr Vorkommen in weiteren miozänen Fundstellen berichtet: der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens (Kheil

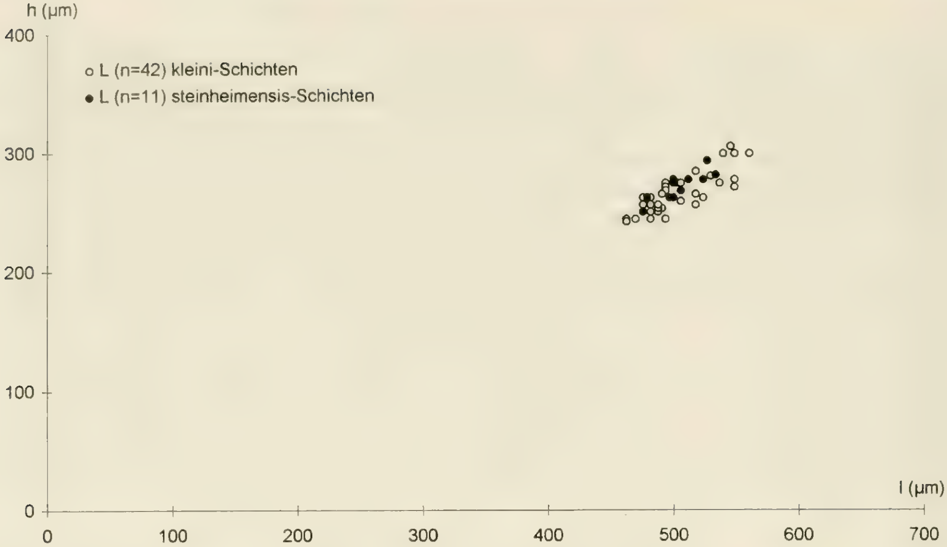


Abb. 26. *Potamocypris gracilis*; h/l-Diagramm linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben) und der *steinheimensis*-Schichten (vgl. Janz 1992, Tab. 14).

1964), dem Bassin Sud du Lubéron (Cucuron-Gabaru) (Carbonnel 1969) und der OSM-Fundstelle Le Locle (Carbonnel et al. 1985). Da aber letztere zwei eine deutliche Grübchenskulptur aufweisen, muß ihre Identität mit *P. gracilis* in Zweifel gezogen werden.

Potamocypris cf. *arcuata* (Sars 1903)

Taf. 13, Fig. 3, 4; Abb. 27; Tab. 35

Material: 74 L (vermessen), zahlreiche R und G. – SMNS 62926.
Vorkommen: Gc 2, 3, Ge 1, 2, 4?, 5, 7, Gf 2–5, 6, Gg 1?.
Meßwerte: siehe Tab. 35.

Tab. 35. Meßwerte von *Potamocypris* cf. *arcuata*; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(74)	451–604	(522)	274–360	(312)	0,564–0,642	(0,600)

Potamocypris cf. *arcuata* stellt den hochrückigen Typus mit Grübchenskulptur dar. L weist einen deutlichen dorsalen Scheitelpunkt auf, der sich etwa in der Mitte befindet. Unter den aus den *kleini*-Schichten differenzierten Formen weist sie das höchste durchschnittliche h/l-Verhältnis (0,6) auf. Da sie in Form und Beschaffenheit der Schalenoberfläche der rezenten *Potamocypris arcuata* am nächsten kommt, wird sie dieser mit Vorbehalten zugeordnet, denn, wie aus der Revision dieser Art (Meisch 1985: 53 ff.) hervorgeht, weist der Carapax eine beachtliche Formvariation auf. Hinsichtlich fossiler Funde besteht eine gute Übereinstimmung von *P.* cf. *arcuata* mit der bei Carbonnel et al. (1985: Taf. 8, Fig. 4) abgebildeten und als *P. gracilis* bezeichneten L. Form und Grübchenskulptur dieser Klappe schließen aber eine Identität mit *P. gracilis* aus.

Ökologie und Stratigraphie

Die rezente *Potamocypris arcuata* ist eine schwimmfähige Form, die vor allem in warmen, stehenden Kleingewässern vorkommt und circum-mediterran verbreitet ist (Meisch 1985: 60).

Fossil wurde sie in quartären Ablagerungen mehrfach nachgewiesen (Griffiths 1995: 72). Aus dem Tertiär ist sie bislang nur aus den *kleini*-Schichten und von der OSM-Fundstelle Le Locle (vgl. Carbonnel et al. 1985 und das oben Gesagte) bekannt.

Potamocypris sp. 1

Taf. 13, Fig. 5, 6; Abb. 27; Tab. 36

Material: 19 L (vermessen), einige R und G. – SMNS 62927.
Vorkommen: Gc 2, Ge 1, 2, 3, 4?, 5, Gf 1.
Meßwerte: siehe Tab. 36.

Tab. 36. Meßwerte von *Potamocypris* sp. 1; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A:	L	(19)	470–570	(526)	265–311	(290)	0,534–0,572	(0,552)

Potamocypris sp. 1 ist eine flachrückige Form mit deutlicher Grübchenskulptur. L weist am Übergang des Dorsalrandes in den Hinterrand einen schwachen Winkel auf. Im h/l-Diagramm ist sie von *Potamocypris* cf. *arcuata* deutlich abgrenzbar. Hinsichtlich ihrer Form ist sie den rezenten Arten *P. variegata* und *P. similis* am ähnlichsten.

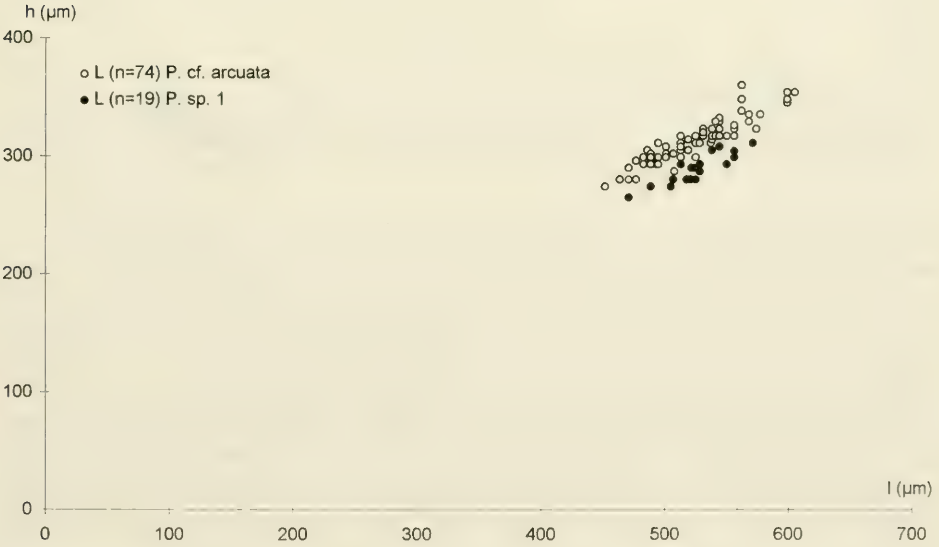


Abb. 27. *Potamocypris* cf. *arcuata* und *Potamocypris* sp. 1; h/l-Diagramm linker Klappen der *kleini*-Schichten (div. Proben).

Potamocypris sp. 2

Taf. 13, Fig. 7–10; Abb. 28; Tab. 37

Material: 65 L, glattschalig (vermessen), 36 L, mit Grübchen (vermessen), jeweils mehrere R und G. – SMNS 62928.

Vorkommen: Gc 2–4, Gd 3?, 4, Ge 1–8, Gf 1–6.

Meßwerte: siehe Tab. 37.

Tab. 37. Meßwerte von *Potamocypris* sp. 2; *kleini*-Schichten (div. Proben).

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
Klappen mit glatter Oberfläche:								
A:	L	(65)	500–655	(577)	280–387	(325)	0,519–0,607	(0,564)
Klappen mit Grübchen:								
A:	L	(36)	503–635	(563)	290–348	(319)	0,528–0,589	(0,566)

Potamocypris sp. 2 ist eine *Potamocypris*-Art mittlerer Höhe mit einer glatten oder mit Grübchen versehener Schalenoberfläche. L weist einen stark gebogenen Dorsalrand mit einem vor der Mitte gelegenen Scheitelpunkt auf. Der hintere Dorsalrandschenkel geht ohne Winkel in den Hinterrand über. Unter den in den *kleini*-Schichten vorgefundenen *Potamocypris*-Arten stellt *Potamocypris* sp. 2 mit einer durchschnittlichen Länge der linken Klappe von 0,56–0,58 mm die größte Form dar. Die beiden Typen, mit glatter Obfläche und mit Grübchen, waren zunächst getrennt erfaßt worden, wobei immer wieder Zweifelsfälle mit schwachen Grübchen auftauchten. Da im h/l-Diagramm beide Typen im selben Bereich rangieren, wurden sie schließlich zu einer Art zusammengefaßt. Dem glatten Typ sehr ähnlich sind die Belegstücke aus der Forschungsbohrung Nördlinger Ries 1973 aus den Teufen 54,4 m

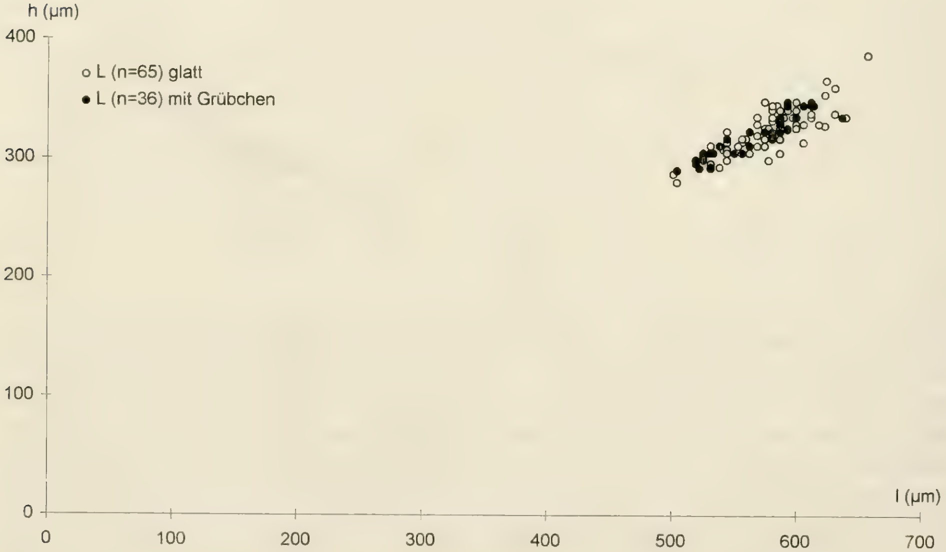


Abb. 28. *Potamocypris* sp. 2; h/l-Diagramm linker Klappen mit glatter Oberfläche und solcher mit Grübchen der *kleini*-Schichten (div. Proben).

und 96 m (DEHM et al. 1977: 99, Tab. 1) sowie auch die *Potamocypris gracilis*-Formen aus den *oxystoma*-Schichten (JANZ 1992, Tab. 14 und Taf. 10, Fig. 4, 5).

Gattung *Pseudocypretta* KLIE 1932

Pseudocypretta sp.

Taf. 12, Fig. 10

v 1952 *Metacypris*? n. sp. - STRAUB: 507, Taf. C, Fig. 81–82.

Material: 1 G, 1 Bruchstück. – SMNS 62929.
Vorkommen: Gc 4.
Meßwerte: G: l = 579 µm, h = 409 µm, b = 457 µm, h/l = 0,706,
b/l = 0,789, h_{max} = 0,51, b_{max} = 0,57.

Meßwerte der Belegstücke zu STRAUB (1952) – Pal.Inv. 24357/29 (das Material umfaßt entgegen der STRAUBschen Angabe nur 2 Gehäuse):
G: l = 690 µm, b = 547 µm, b/l = 0,793
l = 681 µm, b = 543 µm, b/l = 0,797

Kurzbeschreibung

Das Gehäuse ist in Dorsalaufsicht breit, eiförmig und läuft zum Vorderende spitz zu; das Hinterende ist breit gerundet. Die Schalenoberfläche ist mit deutlichen Grübchen versehen. L umgreift R frontal und ventral. In Seitenansicht ist das Gehäuse nahezu dreieckig. Vom dorsalen Scheitelpunkt fällt der Rückenrand nach vorn und hinten in gleicher Neigung ab. Während der Rückenrand in den Vorderrand ohne Winkel übergeht, ist beim Übergang in den Hinterrand eine schwache Winkelung erkennbar. Der Vorderrand ist breiter gerundet als der Hinterrand. Der Unterrand ist leicht eingebuchtet. Hier sind selbst am geschlossenen Gehäuse Radialsepten durchscheinend erkennbar. R besitzt posteroventral einen leicht gewinkelten Fortsatz. Bei L ist die entsprechende Stelle gerundet.

Bemerkungen

Obwohl eine eindeutige Zuordnung zur Gattung *Pseudocypretta* erst beim Vorliegen von Klappen möglich ist (da das G bereits Sprünge aufweist, wurde kein Öffnungsversuch unternommen), weisen der Gehäusebau, das frontale Übergreifen von L und insbesondere das Vorhandensein von Radialsepten am Unterrand auf diese Zuordnung hin.

Die Belegstücke von STRAUB 1952 (Probe Nr. 34.2, Stbr. Altheim-Schwörzkirch) sind zwar etwas größer als das Steinheimer Stück, weisen aber denselben Gehäusebau wie diese auf. Auch die beiden G der OSM-Fundstelle Heuchlingen (in Bearbeitung) dürften dieser Art angehören. Das G aus Steinheim ist demnach wahrscheinlich ein A-1-Stadium.

Die Gattung *Pseudocypretta* ist rezent erst durch wenige Nachweise aus Sumatra, Java und Indien belegt (KLIE 1932, BATTISH 1978). Fossile Belege dieser Gattung waren bislang nicht bekannt. Sowohl die Stücke von STRAUB (1952) als auch die der Fundstelle Heuchlingen stammen aus den Sylvana-Schichten der Oberen Süßwassermolasse.

Tab. 38. Übersicht über das Vorkommen der Ostrakodenarten in den einzelnen Proben und Schurfen und Angabe der Anzahl der Arten. Die Schurfe sind entsprechend ihrer Höhenlage (vgl. Kap. 2.1.) von oben nach unten angeordnet. Von den mit * gekennzeichneten Proben wurden größere Mengen untersucht. B = Bruchstücke, X = 1–3, XX = 4–15, XXX = 16–50, XXXX = > 50 Individuen (K oder G).

Probe	Leucocythere sp	Metacypris cordatoides	Darwinula stevensoni	Darwinula cylindrica	Ilyocypris binocularis	Ilyocypris sp	Candona ? sp. 1	Candona ? sp. 2	Candona ? sp. 3	Fabaeformiscandona fabaeformis	Fabaeformiscandona cf. balatonica	Fabaeformiscandona ? sp.	Pseudocandona steinheimensis	Pseudocandona cf. marchica	Pseudocandona sp. 1	Pseudocandona sp. 2	Candonopsis cf. kingsleii	Candonopsis arida	Paracandona euplectella	Cyclocypris ovum	Cyclocypris cf. labialis	Cypria dorsalta	Physocypria sp	Notodromas monacha
Gg 5																								
Gg 4				B							X				X	X				B				
Gg 3 *		X	B	X			X		X		XXX	X	XX		B	X			X					
Gg 2				X			X				XX						B	X		X				
Gg 1 *			B	X			X			X	XXXX		X		X	B	B		X	X				
Gc 4 *						XX				X	B		X					X	X	XX			XX	
Gc 3 *					B	X					X		XX					B					XX	
Gc 2						B							XX										X	
Gc 1						B							B										X	
Gf 7				X		X	XXX	X			XXXX		XX						X	XXX			X	
Gf 6						X	X			X	XXXX		XXX		X					XX			B	
Gf 5(SO) *				XXX			XXXX			XX	XXXX		XXX				B	XX	X	XXX	XX		X	
Gf 5 *				XX		XX	XXX	X		XX	XXX		XXX					XX	X	XXX	XX	X	X	
Gf 4				X		X	X			X	XXX		XX		X		X		B	XXX	X		X	
Gf 3/4				XX		XX	XXX			XX	XXX		XXX						XXX	XXX	X		X	
Gf 3			B	X		B				XX	XXX		X				B	X		XX	X		X	
Gf 2/3				X		XX	XX			XX	XXX		XXX					X		XXXX	X	X	X	
Gf 2 *				XXX		XXX	X			XX	XXX		XXXX	B			XX	X	XXXX	XXXX	X	X	XX	
Gf 1				XX		XX	X			XX	XX		XXX					X	X	XX			XX	
Ge 8 *				X		XX	X			B					X			X		XX			XXXX	
Ge 7						X	X			X										X				
Ge 6 *				X						X	XXXX									XX			XXX	X
Ge 5						XX				X	XXX		XXX		X					XX				
Ge 4						X				B	XXX									X			X	
Ge 3										X	XXXX							X		X			XXX	
Ge 2				B		XX				XX	XXXX				X			B		XX			XX	
Ge 1 *				X		XXX				XX	XXXX		X		X			B	X	XX			XX	
Gb 10																								
Gb 9 *					B				X															
Gb 8																								
Gb 7																								
Gb 6 *	X				XX													X						
Gb 5																								
Gb 4																								
Gb 3																								
Gb 2	B				B																			
Gb 1	B				B													X						
Ga 7 *													X										X	
Ga 6																								
Ga 5 *						B					XX		XX					X						
Ga 4	X					B																		
Ga 3																								
Ga 2																								
Ga 1																								
Gd 4 *													XX						X	X			B	
Gd 3																								
Gd 2																								
Gd 1																								

Tab. 38. Fortsetzung

Cypris falki	Eucypris dulcifons	Eucypris sp.	Dolerocypris sp.	Strandesia spinosa	Strandesia sp	Strandesia ? sp.-Juv.	Cyprinotus inaequalis	Cyprinotus cf vialovi	Heterocypris sp. 3	Heterocypris sp. 4	Cypridopsis biplanata	Cypridopsis cucuroni	Cypridopsis sp. 1	Cavernocypris subterranea	Potamocypris gracilis	Potamocypris cf. arcuata	Potamocypris sp. 1	Potamocypris sp. 2	Pseudocypretta sp	Arten-Anzahl der Proben	Arten-Anzahl der Schurfe
				B																1	
							B													6	
B			X	X					B											15	25
B			X																	8	
X	B		X	B	X	X	B		B	X						X				21	
X	X			B			XX	B	X		XXX			X				XXXX	X	18	
X	X						XX	X	X		XXX			XX		XX		XXXX		15	22
						X	X	B	B		XXX			X		XX	X	XXX		12	
							X	B						X				XX		7	
B																				10	
				X				B	X							XX		X		13	
B				XX		X						X	XX					XX		17	
XX	X		X			B		B	XX			XX	X			XXXX		XX		23	
X				XX					X			X				XXXX		XX		18	**31**
X	X			B					XX			X	XX			XXX		XX		18	
B		X	B	X		X		B	XX			XX	X			XXXX		XX		22	
XX	X			B					XX			XXX	XX			XXXX		XX		19	
XXX	B			XX		X		B	XXX			XX	XX			XXXX		XX		**24**	
XX									XX			XX	X		X		X	XX		17	
XXXX				XXX		X	XX	X	XX		XXX				XXX			XXX		17	
B								B			XXXX				X	XX		XX		10	
X				XXX		XXX		B			XXX				XX			XX		13	
B				XX			B	B	XX		X				X	XXX	XX	XXX		16	25
	B			B					X							X	X	X		11	
XX				X					X		X				X		XX	XXX		12	
B			B	XX					X						X	XX	XX	XXX		16	
XX				XXX				B	XXX		XX					X	XXX	XX		18	
																				0	
							B								XXXX					4	
							B													1	
							B													1	
							B	B						X	XXXX					7	8
																				0	
																				0	
																				0	
							B													3	
																				3	
B								B	B		XXX				XX					7	
																				0	
							X	X			XXXX				XX					8	
							B				B									4	12
							B	B			XXX				X					4	
							B				X									2	
							B								X					2	
X								B		B	XXX				XX			XXX		10	
								B			XXX				X			XX		4	11
							B	B			X				XX					4	
							B													1	

4. Artenspektrum der Proben und Schurfe

4.1. Artenzahl

Um eine Übersicht über die Verteilung der in den *kleini*-Schichten gefundenen Ostrakodenarten zu erhalten, ist in Tab. 38 das Vorkommen der Arten in den Proben und Schurfen zusammengestellt. Die beiden letzten Spalten der Tabelle enthalten die Artenzahlen. Bereits anhand dieses grundlegenden Strukturmerkmals einer Tiergemeinschaft zeigt sich sehr deutlich, daß die untersuchten Schurfe in zwei Gruppen zusammengefaßt werden können: 1. die artenreichen (Gg, Gc, Gf, Ge) und 2. die artenarmen Probestellen (Gb, Ga, Gd). Im einzelnen ergibt sich hinsichtlich der Artenzahl die folgende Reihenfolge der Schurfe (in Klammern sind jeweils Artenzahl und Prozentanteil an den insgesamt gefundenen Arten angegeben):

Gf (31/70 %) > Gg = Ge (25/57 %) > Gc (22/50 %) > Ga (12/27 %) > Gd (11/25 %) > Gb (8/18 %).

Während in den höher gelegenen Schurfen (Ge, Gf, Gc, Gg, 551–575 m ü. NN) 50–70 % aller Arten gefunden wurden, kommen in den tiefer gelegenen (Gd, Ga, Gb, 537–550 m ü. NN) nur 18–27 % vor. Der artenreichste Schurf Gf liegt in 564 m ü. NN und enthält mit Gf 2 (24 Arten) auch die Probe mit der höchsten Artenzahl. Da sich die Gruppierung der Schurfe nach ihrer Artenzahl mit einer Zusammenfassung nach der Höhenlage deckt, ist es naheliegend anzunehmen, daß die beiden Gruppen zwei verschiedene Faziesbereiche, Ufer- und Beckenfazies, widerspiegeln.

4.2. Artenidentität

Eine qualitative Kenngröße zum Vergleich von Organismengemeinschaften, die die Übereinstimmung im Artenspektrum ausdrückt, stellt die Artenidentität dar. Die Artenidentität (I_A) nach JACCARD, anhand derer im folgenden die Artenzahlen der Schurfe verglichen werden, wird folgendermaßen berechnet:

$$I_A = \frac{g}{a + b - g} \times 100$$

a = Artenzahl der Gemeinschaft 1, b = Artenzahl der Gemeinschaft 2, g = gemeinsame Arten der beiden Gemeinschaften.

Die Ergebnisse des Vergleichs sind in Tab. 39 zusammengestellt. Obwohl das Schurfpaar Ge/Gf mit 21 Arten die höchste Anzahl an gemeinsamen Arten aufweist, zeigt das Paar Gc/Ge (19 gemeinsame Arten) eine größere prozentuale Übereinstimmung ihrer Artenspektren anhand der Jaccardschen Zahl (67,9 %). Dies ist deshalb möglich, weil bei dieser Berechnung auch die Unterschiede der Artenzahlen der beiden Gemeinschaften berücksichtigt werden. Von den 21 möglichen Kombinationen ergab sich für folgende Schurfpaare eine Jaccardsche Zahl von mindestens 50 %:

Gc/Ge (67,9 %) > Ge/Gf (60 %) > Ga/Gd (53,3 %) > Ge/Gg (51,5 %) > Gc/Gf (50 %).

Mit Ausnahme des Paares Ga/Gd gehören die übrigen Paare dieser Reihe der besten Übereinstimmungen zur oben angeführten Gruppe der artenreichen Probestellen. Auch mit den Jaccardschen Zahlen läßt sich die anhand der Artenzahlen vorgenommene Gruppierung der Schurfe in die beiden genannten Gruppen bestätigen, da die größte Ähnlichkeit im Artenspektrum eines Schurfs jeweils mit einem Schurf derselben Gruppe besteht. Obwohl damit auch die Tendenz zur Korrelation der

Tab. 39. Zusammenstellung der Anzahl an gemeinsamen Arten der Schurfe und der Artenidentität nach Jaccard (prozentualer Anteil gemeinsamer Arten). Die jeweils höchsten Werte sowie Übereinstimmungen, die 50 % und mehr betragen, sind hervorgehoben.

		Anzahl gemeinsamer Arten						
		Ga	Gb	Gc	Gd	Ge	Gf	Gg
%-Anteil gemeinsamer Arten	Ga	*	5	10	8	11	9	6
	Gb	33,3	*	5	3	4	3	3
	Gc	41,6	20	*	9	19	17	13
	Gd	53,3	18,8	37,5	*	10	8	6
	Ge	42,3	13,8	**67,9**	38,5	*	**21**	17
	Gf	22,9	8,3	50	23,5	60	*	19
	Gg	19,4	10	38,2	20	51,5	47,5	*

Schurfe in Abhängigkeit von ihrer Höhenlage bekräftigt wird, trifft dies innerhalb der beiden Gruppen im einzelnen nicht immer zu. So sollte nach der Höhenlage Gc eine größere Übereinstimmung mit Gf als mit Ge aufweisen, und ebenso müßte man erwarten, daß zwischen den auf fast gleicher Höhe liegenden Schurfen Gb und Ge eine sehr große Ähnlichkeit besteht. Die Jaccardschen Zahlen zeigen aber, daß trotz eines merklichen Höhenunterschiedes Gc und Ge am besten übereinstimmen und daß Gb aufgrund seiner Artenarmut und geringen Ähnlichkeit mit anderen Schurfen vermutlich als am stärksten beckenbetonte Fazies einzuordnen ist. Letzteres wird dadurch erhärtet, daß die beiden anderen Schurfe der artenarmen Gruppe, Ga und Gd, jeweils höhere Artenidentitäten mit den am tiefsten gelegenen Schurfen der artenreichen Gruppe aufweisen als Gb (vgl. Ga/Gc = 41,8 %, Ga/Ge = 42,3 %, Gd/Ge = 38,5 %, Gd/Gc = 37,5 %, dagegen: Gb/Gc = 20 %, Gb/Ge = 13,8 %). Trotz der gegenüber Gb tieferen Lage von Ga und Gd weisen diese somit eher Anzeichen eines Übergangs von der Becken- zur Uferfazies auf.

5. Ökologische Aspekte

Soweit möglich wurden bereits im Systematischen Teil Angaben zur Biologie und Autökologie der jeweiligen Art zusammengestellt. Diese basieren bei den Arten, die morphologisch von rezenten Arten nicht unterschieden werden konnten, auf den zu dieser Art bekannten Daten, bei den übrigen Arten auf Daten rezenter Vergleichsarten oder seltener auch auf Hinweisen aus paläontologischen Befunden. Von den anhand dieser Angaben möglichen Betrachtungsweisen des Ostrakodenbefundes sollen nachstehend zwei Fragen behandelt werden: 1. Lassen sich mit Hilfe dieser Daten Ufer- und Beckenfazies abgrenzen? 2. Sind Aussagen zu den Temperaturverhältnissen der *kleini*-Zeit möglich?

5.1. Ufer- und Beckenfazies

Bereits bei der Betrachtung des Artenspektrums in Abhängigkeit von der Höhenlage der Probestellen zeichnete sich eine deutliche Gruppierung der Schurfe in zwei Gruppen ab, die die beiden Faziesbereiche, Ufer- und Beckenfazies, repräsentieren könnten. Diese Annahme läßt sich durch die Einbeziehung der biologischen und autökologischen Daten der Ostrakodenarten bestätigen. Der Großteil der gefundenen Arten sind Flachwasserbewohner, die auch in Kleingewässern vorkommen und in Seen bevorzugt das Litoral besiedeln. Hinsichtlich dieser ökologischen Einordnung gut begründete Arten sind: *Darwinula stevensoni, Fabaeformiscandona fabaeformis, Fabaeformiscandona* cf. *balatonica, Pseudocandona steinheimensis, Pseudocandona* cf. *marchica, Candonopsis* cf. *kingsleii, Paracandona euplectella, Cyclocypris ovum, Notodromas monacha* und *Potamocypris* cf. *arcuata.* Diese Arten kommen fast ausschließlich in den Proben der als Uferfazies eingestuften Schurfe vor. Aber auch unter den sich noch in offener Nomenklatur befindenden Arten sowie den aufgrund mangelnder ökologischer Daten nicht verläßlich klassifizierbaren Arten dürfte der überwiegende Teil ebenfalls Litoralbewohner sein (*Darwinula cylindrica, Cyclocypris* cf. *labialis, Physocypria* sp., *Cypris falki, Eucypris dulcifons, Strandesia spinosa, Heterocypris* sp. 3, *Cypridopsis cucuroni, Cypridopsis* sp. 1, *Potamocypris* sp. 1, *Potamocypris* sp. 2 und *Pseudocypretta* sp.). Ihr gemeinsames Vorkommen mit den gut begründeten Litoralbewohnern stützt diese Bewertung (vgl. Tab. 38).

Demgegenüber lassen sich aus den verfügbaren Angaben zur Ökologie der Arten keine eindeutigen Indikatoren für das Profundal begründen. Die einzige ausschließlich in den Schurfen der Beckenfazies vorkommende Art ist *Leucocythere* sp., deren Funde allerdings sehr spärlich sind. Eine in den Proben der Beckenfazies häufige Art ist dagegen *Potamocypris gracilis*. Diese Art wurde schon in einer früheren Untersuchung (Janz 1992) aufgrund ihres den Litoralarten gegenläufigen Häufigkeitsmusters als Profundalart eingestuft. Diese Klassifizierung bestätigen auch die vorliegenden Daten aus den *kleini*-Schichten (vgl. Tab. 38). Danach ist *P. gracilis* in allen drei Schurfen der Becken- daneben aber auch in zwei Schurfen der Uferfazies (Ge und Probe Gf 1) vorhanden. Da in den Ge- und Gf-Proben *P. gracilis* zusammen mit *Potamocypris* sp. 2 vorkommt, deren glattschalige Form nur durch die Größe und den etwas steileren Verlauf des Dorsalrandes von *P. gracilis* unterschieden werden kann, könnten sich allerdings unter den hier als *P. gracilis* registrierten Exemplaren auch noch solche von *Potamocypris* sp. 2 verbergen. Diese Unsicherheit wird erst nach einer eingehenderen Charakterisierung der *Potamocypris*-Arten behoben werden können.

Wenn sich somit auch anhand der ökologischen Ansprüche einiger Arten die vorgenommene Einteilung in Ufer- und Beckenfazies bestätigen läßt, ist durch die Umkehr der Betrachtung auch für die übrigen Arten eine Bewertung ihrer ökologischen Präferenz möglich. *I. binocularis* scheint danach in der *kleini*-Zeit vor allem im Beckenbereich vorhanden gewesen zu sein, während das Vorkommen der unter *Ilyocypris* sp. zusammengefaßten Formen eine deutliche Präferenz für das Ufer anzeigt. Unerwartet ist die sich für *Cypridopsis biplanata* ergebende Aussage. Von der Ökologie des Gattungstypus, *Cypridopsis vidua*, ausgehend, wäre sie als eine flache und algenreiche Biotope bewohnende Art einzuschätzen. Diese ökologische Präferenz kann den beiden anderen Arten dieser Gattung in den *kleini*-Schichten, *Cypri-*

dopsis cucuroni und *Cypridopsis* sp. 1, zugeordnet werden, die ausschließlich in den Proben von Gf vorkommen. *C. biplanata* ist aber sowohl in zwei Schurfen der Becken- (Ga, Gd) als auch der Uferfazies (Gc, Ge) gleichermaßen häufig. Da sie außerdem in den Schurfen Gb sowie Gf und Gg fehlt, welche aufgrund der Betrachtungen der Artenidentität als am stärksten die Becken- bzw. Uferfazies repräsentierenden Schurfe einzuordnen sind, bevorzugt diese Art wohl eher eine mittlere Tiefe. Das vereinzelte Vorkommen der als Uferbewohner charakterisierten Arten, *Ilyocypris* sp., *Fabaeformiscandona* cf. *balatonica*, *Pseudocandona steinheimensis*, *Paracandona euplectella*, *Cyclocypris ovum*, *Physocypria* sp. und *Cypris falki*, in den Schurfen Ga und Gd stellt einen weiteren Beleg für die bei Gb gegenüber Ga und Gd stärker ausgeprägte Beckenfazies dar, da diese Anzeichen einer Verbindung zur Uferfazies bei Gb fehlen. Schließlich sind die Arten *Candonopsis arida*, *Cyprinotus inaequalis* und *Cyprinotus* cf. *vialovi* in beiden Faziesbereichen gleichermaßen häufig, so daß ihnen keine Präferenz hinsichtlich der Wassertiefe zugeordnet werden kann.

5.2. Temperaturverhältnisse

Limnische Ostrakoden weisen ein breites Spektrum von Anpassungen an die Temperaturverhältnisse auf, die sich in der Unterscheidbarkeit von kaltstenothermen, oligo-, meso- und polythermophilen bis hin zu warmstenothermen Formen ausdrücken. Obwohl es für jede Art ein Temperaturoptimum gibt, können manche Arten in einem recht breiten Temperaturbereich existieren und sind daher als thermoeuryplastisch zu bezeichnen. Als Ausdruck der Temperaturpräferenz der Arten kann ihr ausschließliches Vorkommen in relativ temperaturkonstanten Biotopen (vom kühlen Grundwasserbiotop bis hin zum Vorkommen in heißen Quellen) sowie ihr unterschiedliches jahreszeitliches Auftreten in Biotopen mit wechselnden Temperaturverhältnissen gelten. Wenn auch das jahreszeitliche Auftreten noch durch weitere Faktoren bedingt sein kann, so sind doch in der Regel Frühjahrsformen als oligo- bis mesothermophil, Sommerformen als polythermophil bis warmstenotherm und Dauerformen (in Biotopen mit wechselnden Temperaturverhältnissen) als thermoeuryplastisch einzuordnen. Für eine Bewertung der Temperaturverhältnisse sind wärmeliebende Arten aussagekräftiger als solche die kühle Verhältnisse bevorzugen, da letztere auch in besonderen Biotopen (Grundwasser, Quellen) oder kühleren Jahreszeiten warmer Klimate eher angetroffen werden, als wärmeliebende Arten bei generell kühlem Klima.

Das Artenspektrum der *kleini*-Schichten umfaßt eine ganze Reihe von wärmeliebenden Arten. Zweifellos warmstenotherm ist *Notodromas monacha*, von der allerdings nur eine juvenile Klappe gefunden wurde. Aber auch die Arten *Dolerocypris* sp., *Strandesia spinosa*, *Cyprinotus inaequalis*, *Cyprinotus* cf. *vialovi* und *Pseudocypretta* sp. sind aufgrund der rezenten Verbreitung dieser Gattungen als warmstenotherm einzuordnen (zur Verbreitung rezenter *Cyprinotus*-Arten vgl. MALZ 1976). Polythermophil sind die Arten *Candonopsis* cf. *kingsleii*, *Paracandona euplectella* und *Potamocypris* cf. *arcuata*, und auch die Arten *Metacypris cordatoides*, *Cyclocypris ovum*, *Physocypria* sp., *Cypris falki* sowie *Ilyocypris* sp. (deren Formen eher mit der rezenten *Ilyocypris gibba* zu vergleichen sind) können als Arten mit Sommerpräferenz bzw. meso- bis polythermophile Arten bewertet werden. Allein die genannten, mit guten Gründen als wärmeliebend klassifizierten Arten umfassen ein

Drittel aller gefundenen Arten. Daraus läßt sich ableiten, daß zur *kleini*-Zeit sehr wahrscheinlich ein warmes Klima herrschte, das vergleichbar dem heutigen Verbreitungsgebiet der *Strandesia*- und *Cyprinotus*-Arten subtropisch gewesen sein könnte. Da diese beiden Gruppen sowie auch andere deutliche Wärmeanzeiger in den auf die *kleini*-Schichten folgenden *steinheimensis*-Schichten fehlen, könnte am Übergang von der *kleini*- zur *steinheimensis*-Zeit eine Abkühlung stattgefunden haben. Von den eher wärmere Verhältnisse bevorzugenden Arten, die als Dauerformen mit Sommerpräferenz einzustufen sind, kommen nämlich in den *steinheimensis*-Schichten außer der schwer bewertbaren *Ilyocypris* sp. lediglich *Cyclocypris nitida* und *Physocypria suborbicularis* sehr spärlich vor. Erneut wärmere Klimaverhältnisse könnten im Laufe der Seegeschichte in der *oxystoma*-Zeit geherrscht haben, in der *Cyprinotus inaequalis* wieder auftritt und die Individuenzahlen von *Physocypria suborbicularis* höher sind (vgl. Janz 1992: Abb. 20).

Schließlich sei noch auf eine ökologische Besonderheit der Schurfe Gc und Gb hingewiesen, in denen die Art *Cavernocypris subterranea* gefunden wurde. Diese Art ist kaltstenotherm und lebt in Quellen, im Interstitial von Fließgewässern, im Grundwasser oder im Litoral kühler Bergseen. Da sie in Gc zusammen mit einer Reihe wärmeliebender Arten gefunden wurde, ist sie mit Sicherheit nicht als Indikator eines kühlen Sees zu werten. Möglicherweise zeigt aber ihr Vorkommen eine Verbindung des Sees zum Karstwassersystem an oder weist auf Wasserzufuhr durch kühle Quellen hin.

6. Stratigraphische Hinweise

Über die stratigraphischen Reichweiten tertiärer Süßwasserostrakoden ist bislang noch sehr wenig bekannt. Aus dem vorliegenden Ostrakodenbefund läßt sich daher keine eindeutige stratigraphische Aussage ableiten. Eine Betrachtung der zu den Arten der *kleini*-Schichten verfügbaren stratigraphischen Angaben, die bereits im Systematischen Teil für jede Art angegeben wurden, kann aber einige stratigraphische Hinweise liefern.

In Tab. 40 wird eine Übersicht über das stratigraphische Vorkommen aller in den *kleini*-Schichten gefundenen Arten gegeben. Gut ein Viertel dieser Arten kann nicht von heute lebenden Arten unterschieden werden. Wenn auch in den meisten Fällen, insbesondere bei den cf.-Bestimmungen, noch keine sichere Identität dieser Arten über die gesamte Zeitspanne gewährleistet ist, so muß doch zunächst von einer sehr großen stratigraphischen Reichweite, von ca. 15 Mio. Jahren, ausgegangen werden. Für 2 Arten dieser Gruppe (*Darwinula stevensoni, Cyclocypris ovum*) ist diese Spanne sogar noch zu erweitern, da ihr Vorkommen auch aus oligozänen Ablagerungen angeführt wird. Unter den 33 Arten, die nur fossil bekannt sind, gibt es ebenfalls solche mit recht großen stratigraphischen Reichweiten. Drei Arten, *Eucypris dulcifons, Darwinula cylindrica* und *Cyprinotus* cf. *vialovi,* sind auch aus jüngeren und zwei, *Cypria dorsalta* und *Strandesia spinosa*, aus älteren Ablagerungen bekannt. Außerdem wird auch das Vorkommen von *Pseudocandona steinheimensis* aus oligozänen Ablagerungen angeführt. Aufgrund der sehr problematischen Identifizierbarkeit dieser Art (vgl. Janz 1992) kann dieser Angabe aber keine große Bedeutung beigemessen werden. Von den restlichen 27 Arten, die nur aus dem Miozän bekannt sind, wurde der Großteil, 20 Arten, ausschließlich in den Ablagerungen des Steinheimer

Tab. 40. Übersicht über das stratigraphische Vorkommen der in den *kleini*-Schichten gefundenen Ostrakodenarten. X = in dieser Zeit nachgewiesen, S = nur im Steinheimer Becken in dieser Zeit nachgewiesen, Skl = bisher nur aus den *kleini*-Schichten bekannt.

	Rezent	Quartär	Pliozän	Miozän	Oligozän
D. stevensoni	X	X	X	X	X
F. fabaeformis	X	X	X	Skl	
F. cf. *balatonica*	X	X	X	X	
P. cf. *marchica*	X	X	X	X	
C. cf. *kingsleii*	X	X		X	
P. euplectella	X	X	X	Skl	
C. ovum	X	X		X	(X)
C. cf. *labialis*	X	X		Skl	
N. monacha	X	X		Skl	
P. cf. *arcuata*	X	X		X	
C. subterranea	X	X		Skl	
E. dulcifons		X	X	X	
D. cylindrica			X	X	
C. cf. *vialovi*			X	X	
Leucocythere sp.				Skl	
M. cordatoides				X	
I. binocularis				S	
Ilyocypris sp.				Skl	
Candona ? sp.1				Skl	
Candona ? sp. 2				Skl	
Candona ? sp. 3				Skl	
Fabaeformiscandona ? sp.				Skl	
P. steinheimensis				X	(X)
Pseudocandona sp. 1				Skl	
Pseudocandona sp. 2				Skl	
C. arida				X	
Physocypria sp.				Skl	
C. falki				Skl	
Eucypris sp.				Skl	
Dolerocypris sp.				Skl	
Strandesia sp.				X	
Strandesia ? sp. juv.				Skl	
C. inaequalis				S	
Heterocypris sp. 3				Skl	
Heterocypris sp. 4				Skl	
C. biplanata				X	
C. cucuroni				X	
Cypridopsis sp. 1				Skl	
P. gracilis				X	
Potamocypris sp. 1				Skl	
Potamocypris sp. 2				Skl	
Pseudocypretta sp.				X	
C. dorsalta				X	X
S. spinosa				X	X

Beckens (S) bzw. nur in den *kleini*-Schichten (Skl) gefunden. Diese Angaben spiegeln allerdings einerseits den noch unzureichenden Stand der taxonomischen Bearbeitung und andererseits die noch unzureichenden Kenntnisse über tertiäre limnische Ostrakoden anderer Fundstellen wider.

Trotz dieser aus stratigraphischer Sicht zunächst entmutigenden Bilanz, hat die vorliegende Untersuchung der *kleini*-Schichten gegenüber dem bisherigen Kenntnisstand eine Reihe von weiteren Arten zutage gefördert, die auch aus anderen tertiären Fundstellen bekannt sind. Um festzustellen mit welchen Fundstellen nähere Übereinstimmungen bestehen, sind diese Arten und ihr Vorkommen in Tab. 41 zusammengestellt. Für die Bewertung der Altersstellung der *kleini*-Schichten ist dabei den ausschließlich im Miozän sowie den auch in älteren Ablagerungen vorkommenden Arten die stärkste Aussagekraft beizumessen, während die übrigen Arten eher eine Ähnlichkeit der ökologischen Bedingungen anzeigen. Eine der ‚älteren' Arten, *Cypria dorsalta*, die bereits in der USM der Schweizer Molasse vorkommt, zeigt eine Verbindung zu den Sylvana-Schichten, den basalen Schichten der OSM, sowie zu den miozänen Ablagerungen von Theobaldshof (Rhön) auf, die nach MALZ & MOAYEDPOUR (1973) ein post-aquitanes Alter haben. Die zweite ‚ältere' Art, *Strandesia spinosa*, die aus dem Unteroligozän (Untere Pechelbronner Schichten des Rheingrabens und Melanienton Hessens) bekannt ist, wurde außer in den *kleini*-Schichten noch in der OSM-Fundstelle Heuchlingen nachgewiesen, in der ebenfalls die Sylvana-Schichten anstehen. Weitere Verbindungen zu den Sylvana-Schichten sind auch durch die beiden Arten *Strandesia* sp. und *Pseudocypretta* sp. gegeben, die sowohl im Belegmaterial von STRAUB (1952) als auch der Fundstelle Heuchlingen vertreten sind. *Strandesia* sp. wurde außerdem auch in der OSM-Fundstelle Undorf-Nittendorf (westlich von Regensburg) nachgewiesen. *Cypridopsis biplanata* stellt eine Verbindung zwischen den *kleini*-Schichten, Sylvana-Schichten und dem Nördlinger Ries her. Sie wurde außerdem in der OSM-Fundstelle Wannenwaldtobel im Bereich des Brockhorizonts, der OSM-Fundstelle Le Locle der Schweizer Molasse sowie den Mydlovary-Schichten des südböhmischen Třeboň-Beckens gefunden. *C. biplanata*, die nach dem ökologischen Befund eine mittlere Wassertiefe bevorzugt, ist damit wahrscheinlich ein guter Zeitindikator.

Diese Hinweise zeigen, daß die *kleini*-Schichten anhand der derzeit verfügbaren Daten vor allem zu den Sylvana-Schichten der OSM eine Beziehung aufweisen. Diese Übereinstimmung wird bei zusätzlicher Berücksichtigung der übrigen, weniger aussagekräftigen Arten noch bestärkt. Vergleicht man die gesamten Artenspektren der betrachteten Fundstellen mit dem der *kleini*-Schichten, ergibt sich für die 5 Fundstellen mit den meisten Übereinstimmungen folgende Reihenfolge der gemeinsamen Arten: Sylvana-Schichten (STRAUB 1952) 9 Arten > Sylvana-Schichten (Heuchlingen) 6 Arten = Nördlinger Ries (DEHM et al. 1977 und eigene unveröff. Daten) 6 Arten > Undorf-Nittendorf (LUTZ 1965) 5 Arten. Zusammengefaßt stimmen die beiden Fundstellen der Sylvana-Schichten in 12 Arten (27 % der in den *kleini*-Schichten gefundenen Arten) mit den *kleini*-Schichten überein.

Tab. 41. Übersicht über das Vorkommen von Ostrakodenarten der *kleini*-Schichten in anderen Fundstellen. (*) = wenn nicht anders vermerkt, handelt es sich um Fundstellen der OSM, (X) = Identität unsicher.

	Nördlinger Ries				Fundstellen der Molasse (*)																	Andere Miozän-Fundstellen								
	DEHM et al. (1977)	Forschungsbohrung 1973	JANZ (unveröff.)	div. Probestellen	STRAUB (1952)	Sylvana-Schichten	SBM	USM	LUTZ (1965)	Viehausen	Undorf-Nittendorf	ZÖBELEIN (1985)	Flammenmergel	REICHENBACHER (1989)	SBM	CARBONNEL et al. (1985)	Le Locle	USM	JANZ (unveröff.)	Heuchlingen	Wannenwaldtobel	KHEIL (1964)	Mydlovary-Schichten	FREELS (1980)	Miozän der Türkei	CARBONNEL (1969)	Bassin de Valréas	Bassin Sud du Lubéron	MALZ & MOAYEDPOUR (1973)	Theobaldshof
1. nur fossil vorkommend																														
M. cordatoides																											X			
D. cylindrica		(X)				X				X	X						(X)			X					X					
P. steinheimensis		(X)				X		(X)					X										X							
C. arida																	X													X
C. dorsalta						X												X												X
E. dulcifons						X									X										X					
S. spinosa																				X										
Strandesia sp.						X					X									X										
C. cf. *vialovi*				X																X					X					
C. biplanata		X		X		X											X				X		X							
C. cucuroni																												X		
P. gracilis		(X)																					X							
Pseudocypretta sp.						X														X										
2. auch rezent vorkommend																														
D. stevensoni						X	X								X										X					X
F. cf. *balatonica*		X									X									X					X					
P. cf. *marchica*																									X					
C. cf. *kingsleii*											X		X																	
C. ovum						X		X			X																			
P. cf. *arcuata*																	(X)													

7. Diskussion

7.1. Artenspektrum und Ökologie

Ausgehend von den Ergebnissen der Untersuchung von Janz (1992) waren in den *kleini*-Schichten wenigstens 8 Ostrakodenarten zu erwarten. Das vorliegende Ergebnis mit insgesamt 44 Taxa aus 23 Gattungen ist somit zunächst überraschend. Vergleicht man die Ergebnisse mit dem Befund der Gastropoden kann man aber feststellen, daß diese beiden Gruppen auch in den *kleini*-Schichten wiederum ähnliche Tendenzen aufweisen, denn auch die limnische Gastropodenfauna umfaßt hier eine größere Anzahl von Taxa. Nach Finger (1998) kommen in den *kleini*-Schichten 15 Arten aus 13 Gattungen vor, während in den darauffolgenden *steinheimensis*-Schichten nur noch 6 Arten aus 3 Gattungen vertreten sind (vgl. Mensink 1984 und Nützel & Bandel 1993). Die Anzahl der Arten wurde demnach auf ca. 40 %, die der Gattungen auf 23 % reduziert. Bei den Ostrakoden fand beim Übergang zu den *steinheimensis*-Schichten eine Reduktion auf 23 % der Arten (10) und 35 % der Gattungen (8) statt. Diese Parallelitäten zwischen Ostrakoden und Gastropoden zeigen sich sogar beim Vergleich der einzelnen Schurfe innerhalb der *kleini*-Schichten. Hinsichtlich der Artenzahlen der Schurfe ergibt sich für die limnischen Gastropoden die gleiche Reihenfolge wie für die Ostrakoden: Gf (15) > Ge (8) > Gg (7) > Gc (6) > Ga (5) > Gd (4) > Gb (2), und schließlich ist auch bei ihnen die Probe Gf 2 die artenreichste (vgl. Finger 1998).

Die große Artenvielfalt der Ostrakoden der *kleini*-Schichten ist vor allem durch den sehr hohen Anteil an Litoralformen bedingt. Mit Hilfe autökologischer Daten konnte eine klare Abgrenzung von Ufer- und Beckenfazies erfolgen, wobei die Verteilung der beiden Faziesbereiche in etwa dem entspricht, was aufgrund der Höhenlage der Schurfe zu erwarten war, wenn sich auch bei der südlicher gelegenen 1. Schurfserie die Beckenfazies weiter nach Osten erstreckt (Ga, Gb) als bei der 2. Schurfserie (Gd). Belege dafür, daß bereits in der *kleini*-Zeit der See einen Litoral- und Profundalbereich ausgebildet hatte, konnten auch Schudack & Janz (1997) anhand der Verteilung der Charophytengattung *Nitellopsis* erbringen. Die Verteilung der Gyrogonite dieser Gattung in den einzelnen Proben belegt darüber hinaus auch den schrittweisen Anstieg des Wasserspiegels im Verlauf der *kleini*-Zeit. Für die Ausbildung eines Litoralbereichs sprechen schließlich auch die zahlreichen Landgastropoden (Finger 1998).

Sieht man von der von Gottschick (1920) postulierten Differenzierung der Steinheimer Sedimente in Kalt- (*kleini*-Schichten) und Warmwasserschichten (übrige Schichten) ab, die auf der Annahme einer vulkanischen Entstehung des Steinheimer Beckens beruhte, gibt es in der Literatur bislang keine näheren Angaben über die Temperaturverhältnisse der *kleini*-Zeit. Die große Anzahl wärmeliebender Ostrakodenarten in den Ablagerungen dieser Zeit weisen demgegenüber auf wärmere Verhältnisse hin und damit eher auf die umgekehrte Veränderung der Wassertemperatur am Übergang von der *kleini*- in die *steinheimenis*-Zeit. Das Verschwinden von ³/₄ der Ostrakodenarten mit Beginn der *steinheimensis*-Zeit könnte somit auf zwei Ursachen zurückzuführen sein: 1. Verlust an Uferarten durch einen mit zunehmendem Anstieg des Wasserspiegels verbundenen Wegfall an Uferhabitaten aufgrund der steilen Kraterwände, 2. Reduktion wärmeliebender Arten aufgrund eines Rückgangs der Temperatur.

7.2. Beziehungen zu anderen Fundstellen

Anhand der Ergebnisse der beiden ersten Untersuchungen der Ostrakoden des Steinheimer Beckens von Sieber (1905) und Lutz (1965) ließen sich keine Beziehungen zu anderen Fundstellen erkennen, weshalb die Ostrakodenfauna von Steinheim lange Zeit als einmalig bewertet wurde. Erste Beziehungen konnten erst nach der Untersuchung eines größeren Schichtumfangs und der Berücksichtigung weiterer Daten zum Vorkommen tertiärer Süßwasserostrakoden aufgezeigt werden (Janz 1992: 69). Obwohl dabei die Anzahl der auch außerhalb des Steinheimer Beckens gefundenen Arten noch sehr gering war und zudem die Aussagefähigkeit der meisten dieser Arten aufgrund taxonomischer Unklarheiten sehr beschränkt war, wiesen bereits diese Daten auf Beziehungen zu 7 der in Tab. 41 aufgeführten Fundstellen hin, die durch die vorliegenden Ergebnisse bekräftigt wurden. Nicht bestätigen ließ sich die Annahme der Identität von *Moenocypris*? sp. aus den *sulcatus*-Schichten mit dem Ries-Ostrakoden *Strandesia risgoviensis*, der kürzlich genauer charakterisiert werden konnte (Janz 1995). Trotzdem zeigt nun der vorliegende Befund aus den *kleini*-Schichten, der insgesamt 6 gemeinsame Arten mit Riesablagerungen ausweist, eine engere Verbindung von Steinheimer Becken und Nördlinger Ries an. Dies ist angesichts der noch sehr spärlichen Daten zur Ostrakodenfauna des Rieses sowie den gegenüber dem Steinheimer Kratersee sehr unterschiedlichen ökologischen Bedingungen im ehemaligen Riessee (Arp 1995) besonders beachtlich. Die im Belegmaterial zur Ries-Forschungsbohrung 1973 (Dehm et al. 1977) identifizierte *Cypridopsis biplanata*, die außerdem auch in anderen Ries-Proben vorhanden war, ist in stratigraphischer Hinsicht wahrscheinlich die aussagekräftigste dieser gemeinsamen Arten, wenngleich ihre genaue stratigraphische Reichweite noch nicht bekannt ist. *C. biplanata* tritt auch in der OSM-Fundstelle Wannenwaldtobel im Bereich des Brockhorizonts auf, der eine Zeitmarke des Ries-Impaktes in der OSM darstellt, und wurde von Straub (1952) in den Sylvana-Schichten nachgewiesen. In der Stratigraphie der Säugetiere ausgedrückt, entspricht der Brockhorizont der Zone MN 6 und die Sylvana-Schichten, die die basalen OSM-Schichten oder gar die jüngsten Ablagerungen der SBM darstellen (vgl. Reichenbacher 1989), sind in die Zone MN 5 einzuordnen. Da die Ostrakodenfauna der *kleini*-Schichten mit der der Sylvana-Schichten insgesamt die höchste Anzahl an gemeinsamen Arten aufweist, die neben *C. biplanata* noch 3 weitere Arten (*C. dorsalta, S. spinosa, Strandesia* sp.) beinhaltet, die aus jüngeren Ablagerungen nicht bekannt sind, ist ein jüngeres Alter als MN 6 für die *kleini*-Schichten wenig wahrscheinlich. Trotz generell noch unzureichender Kenntnisse über die Stratigraphie tertiärer Süßwasserostrakoden kann deshalb die Annahme, daß Nördlinger Ries und Steinheimer Becken gleichzeitig entstanden sind, mit vorliegendem Ergebnis eher bekräftigt werden. Dafür spricht im übrigen auch der Charophytenbefund (Schudack & Janz 1997) sowie die Bestätigung des Vorkommens von *Gyraulus kleini* sowohl für das Ries als auch die Sylvana-Schichten der OSM-Fundstelle Heuchlingen (persönl. Mitt. Finger).

7.3. Zur Seegeschichte

Abgesehen von früheren Vorstellungen zur Entwicklung des Steinheimer Kratersees, denen noch die Annahme einer vulkanischen Entstehung des Beckens zugrunde lag (z.B. Gottschick 1920), stammt die erste Gesamtdarstellung der Seegeschichte von Hans Mensink und seiner Arbeitsgruppe (Mensink 1984, Bahrig et al. 1986). Nach ihrer Interpretation, die auf langjährigen sedimentologischen und geochemischen Untersuchungen, einer flächendeckenden Kartierung der Seesedimente sowie einer ausführlichen biometrischen Bearbeitung der Planorbiden der HILGENDORFschen Hauptreihe basiert, kann die Seegeschichte in 4 Phasen untergliedert werden: Frühphase, Transgressionsphase, Regressionsphase und Stagnationsphase. Die Ablagerung der *kleini*-Schichten erfolgte in der Frühphase und reichte bis weit in die Transgressionsphase hinein. Für den Hauptteil dieser Abfolge langfristiger Seespiegelschwankungen, von der mittleren Transgressions- bis zur Stagnationsphase, konnte auch die erste ausführliche Untersuchung der Ostrakodenfauna (JANZ 1992) weitere Belege erbringen. Nach den neuen Ergebnissen sowie dem Charophytenbefund (SCHUDACK & JANZ 1997) entspricht der in vorliegender Untersuchung betrachtete Bereich der *kleini*-Schichten ebenfalls bereits der Transgressionsphase. Die Frühphase sowie der Übergang zur *steinheimensis*-Zeit wurden nicht erfaßt.

Ein zweites Modell, das im Unterschied zum genannten nicht auf einer Synthese von Einzelbefunden, sondern einer Analogiebetrachtung beruht, ist das von GORTHNER & MEIER-BROOK (1985) vorgeschlagene Langzeitsee-Modell. Ausgangspunkt dafür war die Feststellung, daß das Phänomen einer starken Skulpturierung limnischer Gastropoden wie sie im Steinheimer See vor allem für die *sulcatus*- und *trochiformis*-Zeit gegeben ist, auch ein Charakteristikum rezenter Langzeitseen darstellt. Solche Arten treten in heutigen Seen endemisch auf und stellen damit entweder Reliktformen dar oder sind das Ergebnis intralakustrischer Evolutionsprozesse. Neben ihrer langen Existenz zeichnen sich Langzeitseen durch relativ konstante Umweltbedingungen aus. Zeit und Konstanz sind die wesentlichen Voraussetzungen für intralakustrische Evolution. Auch für diese Modellvorstellung lieferte bereits die Schicht-für-Schicht-Untersuchung der Ostrakoden (JANZ 1992) mit den festgestellten schalenmorphologischen Veränderungen einiger Arten und dem postulierten Speziationsereignis weitere Belege. Welche Bedeutung haben die vorliegenden Ergebnisse für dieses Modell?

Von den in den *kleini*-Schichten gefundenen 44 Taxa kommen nur 6 auch noch in den sich anschließenden *steinheimensis*-Schichten vor: zwei Candoniden (*Pseudocandona steinheimensis*, *Candonopsis arida*), eine Limnocytheride (*Leucocythere* sp.), *Ilyocypris binocularis*, *Ilyocypris* sp. und *Potamocypris gracilis*, wobei die jeweilige Identität von *Leucocythere* sp. und *Ilyocypris* sp. mit den entsprechenden Arten der *steinheimensis*-Schichten nicht gesichert ist. Insgesamt sind aus den *steinheimensis*-Schichten 10 Arten bekannt (vgl. JANZ 1992). *Leucocythere* sp., *Ilyocypris binocularis* und *Potamocypris gracilis* treten in den *kleini*-Schichten vor allem in der Beckenfazies, *Pseudocandona steinheimensis*, *Candonopsis arida* und *Ilyocypris* sp. in der Uferfazies auf. Mit Beginn der *steinheimensis*-Zeit verschwanden $^3/_4$ aller Arten, und zwar vor allem Uferarten.Trotzdem sind auch in der *steinheimensis*-Zeit einige Uferarten (*Pseudocandona steinheimensis*, *Cyclocypris nitida*, *Physocypria suborbicularis, Ilyocypris* sp., *Heterocypris steinheimensis*) vorhanden. Selbst in der darauffolgenden *sulcatus*-Zeit, in der der Seespiegel seinen Höchststand erreichte, waren diese Arten weiterhin vorhanden, und 3 davon (*P. steinheimensis*, *C. nitida*, *H. steinheimensis*) wiesen sogar höhere Individuendichten auf. In dieser Zeit spaltete sich *Leucocythere immigrata* in zwei Tochterarten auf, die polymorphe *Ilyocypris binocularis* dominierte die Ostrakodenfauna und bei *Heterocypris steinheimensis* fand eine schrittweise Veränderung des Gehäuses sowie ein Wechsel von bisexueller zu parthenogenetischer Reproduktion statt. Aufgrund des niedrigen Seespiegels in der sich anschließenden *trochiformis*-Zeit wäre hier eine erneute Besiedlung mit Uferarten zu erwarten gewesen. Dagegen verschwanden in dieser Zeit die beiden Arten *Ilyocypris* sp. und *Heterocypris steinheimensis*, und es fand eine starke Zunahme der übrigen Uferarten sowie der beiden endemischen *Leucocythere*-Arten (*L. esphigmena* und *L. sieberi*) statt. Insgesamt war die Individuendichte an Ostrakoden recht hoch. Waren diese Arten inzwischen an die vorhandenen Habitate so gut angepaßt, daß von außen kommende Ubiquisten nicht mehr in der Lage waren, den Steinheimer See erfolgreich zu besiedeln? Erst im nächsten Zeitabschnitt, der *oxystoma*-Zeit, als der Wasserspiegel wieder höher war, tritt eine bereits in den *kleini*-Schichten vorhandene, wärmeliebende Art, *Cyprinotus inaequalis*, erneut auf. Ansonsten ist von der *steinheimensis*- bis in die *supremus*-Zeit keine weitere Wieder- oder Neubesiedlung mit Ostrakodenarten festzustellen. Trotz langfristiger Seespiegelschwankungen scheinen demnach auch in den flachen und mittleren Seetiefen die Bedingungen relativ konstant gewesen zu sein, so daß sich einige der seit der *steinheimensis*-Zeit vorhandenen Arten optimal anpassen konnten. Möglicherweise erfolgte diese Anpassung aber auch in Wechselwirkung mit den Planorbiden-Arten.

Verglichen zur Radiation der Planorbiden sind die morphologisch erkennbaren Auswirkungen der evolutiven Anpassung bei den Ostrakoden geringer ausgeprägt (vgl. JANZ 1993). Zusätzlich weist nun die geschilderte, im Kontrast zur Artenvielfalt der *kleini*-Schichten stehende Konstanz weniger Arten in der weiteren Seegeschichte darauf hin, daß evolutive Prozesse stattgefunden haben.

Nach MARTENS (1994) weisen vor allem 3 Ostrakodengruppen in heutigen Langzeitseen endemische Arten auf: die Candonidae, die Limnocytheridae und die Cytherideinae. Den Arten dieser Gruppen ist gemeinsam, daß sie nicht schwimmen können, sich meist bisexuell reproduzieren und in der Regel keine austrocknungsresistenten Eier bilden. Ihnen fehlt damit, im Unterschied zu den schwimmfähigen, sich parthenogenetisch reproduzierenden und austrocknungsresistente Eier bildenden Arten, die Fähigkeit, neue Habitate rasch zu besiedeln und sich rasch zu vermehren. Dagegen verfügen sie unter relativ konstanten Bedingungen aufgrund ihrer sexuellen Reproduktion langfristig über eine bessere Anpassungsfähigkeit. Darüber hinaus stellte MARTENS (1994) bei seiner Betrachtung fest, daß abhängig von der Existenzdauer des Sees in einem 1. Stadium vor allem eine endemische Candoniden/Limnocytheriden-Fauna zu finden ist, die in einem 2. Stadium durch eine Candoniden/Cytherideinen-Fauna ersetzt wird.

Im Steinheimer Kratersee fehlen Cytherideinen gänzlich, und bei den vorhandenen Candoniden und Limnocytheriden sind nur bei der letzten Gruppe mit dem Speziationsereignis sowie den morphologischen Veränderungen bei *Leucocythere esphigmena* erste Schritte einer Radiation zu erkennen. Das Einsetzen einer Radiation bei Candoniden, die sich äußerlich meist sehr ähnlich sind, wäre allerdings auch allein anhand von Schalenmerkmalen nur schwer zu belegen. Für das von MARTENS (1994) außerdem hervorgehobene vollständige Fehlen von *Darwinula*-Arten in Langzeitseen findet sich im Steinheimer See dadurch eine Entsprechung, daß die beiden *Darwinula*-Arten nur in den *kleini*-Schichten vorkommen.

Aus der stratigraphischen Betrachtung geht hervor, daß die Steinheimer Sedimente wahrscheinlich eine Zeitspanne von zwei Säugerzonen (MN 6 und MN 7) umfassen und damit der See länger als bisher angenommen, existiert haben kann, möglicherweise 2 Mio. Jahre lang. Gemessen an den von MARTENS (1994) betrachteten rezenten Langzeitseen ist dies aber trotzdem eine relativ kurze Zeitspanne. Nach der anhand der Ostrakodenfauna vorgenommenen Einteilung von Martens (1994) kann der Steinheimer Kratersee somit als ein Langzeitsee mit intralakustrischer Evolution in einem frühen Stadium interpretiert werden.

7.4. Ausblick

In der Schlußbetrachtung zu meiner ersten Untersuchung der Steinheimer Ostrakoden (Janz 1992: 77) habe ich darauf hingewiesen, daß Einzel- und Bruchstückfunde von Ostrakodenschalen anzeigen, daß die Ostrakoden als Informationsquelle für die Rekonstruktion des Steinheimer Kratersees noch längst nicht ausgeschöpft seien. Diese Einschätzung halte ich auch nach vorliegender Untersuchung, die insgesamt 38 für Steinheim neue Arten erbracht hat, weiterhin für zutreffend. Die tatsächliche Anzahl an Ostrakodenarten der *kleini*-Schichten ist nach den nicht näher behandelten Bruchstücken zufolge, wenigstens um 5 bis 10 Arten höher. Die Bruchstücke stammen vor allem von großwüchsigen Arten, deren Erhaltungsfähigkeit allgemein schlechter ist, weshalb auch bestimmte Taxa in Fossillisten deutlich unterrepräsentiert sind. Neben der Möglichkeit, weitere Arten zu finden, die für die ökologische und/oder stratigraphische Aussage wertvoll sein könnten, ergeben sich aus vorliegender Untersuchung noch weitere zukünftige Ansatzpunkte. Um herauszufinden, welche Arten in der Frühphase des Sees vorhanden waren und was sich am unmittelbaren Übergang von der *kleini*- in die *steinheimensis*-Zeit ereignete, wären neue, bis auf die Primäre Beckenbrekzie abgeteufte Bohrungen im Ufer- und Beckenbereich erforderlich. Untersuchungen der Schalenchemie der Ostrakoden könnten Hinweise zur Veränderung der Temperaturverhältnisse im Laufe der Seegeschichte liefern, und schließlich wären zur Beantwortung der Frage der Altersstellung des Steinheimer Beckens anhand der Ostrakoden weitere Untersuchungen entsprechender Vergleichslokalitäten, namentlich des Nördlinger Rieses sowie verschiedener Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse, erforderlich.

8. Literatur

Absolon, A. (1970): Fossiles Vorkommen von *Candona balatonica* Daday 1894 (Ostracoda). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **10**: 199–204, 6 Abb.; München.

– (1973): Ostracoden aus einigen Profilen spät- und postglazialer Karbonatablagerungen in Mitteleuropa. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **13**: 47–94, 40 Abb., 2 Tab., 1 Taf.; München.

– (1978): Die Gattung *Candona* (Ostracoda) im Quartär von Europa. – Rozpravy Československé Akademie Věd, Řada Matematičkých a Přirodních Věd, **88/5**: 1–76, 47 Abb.; Praha.

Alm, G. (1916): Monographie der Schwedischen Süßwasser-Ostracoden nebst systematischen Besprechung der Tribus Podocopa. – Zool. Bidrag. Uppsala, **4**: 1–248, 95 Textfig., 1 Taf.; Uppsala.

Arp, G. (1995): Lacustrine Bioherms, Spring Mounds, and Marginal Carbonates of the Ries-Impact-Crater (Miocene, Southern Germany). – Facies, **33**: 35–90, 10 Taf., 9 Abb., 1 Tab.; Erlangen.

Babinot, J.-F., Colin, J.-P. & Damotte, R. (1985): Crétacé supérieur. – *In*: Oertli, H.J. (ed.): Atlas des Ostracodes de France. – Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine, Mém., **9**: 211–255, 16 Taf (55–70), 4 Abb., 1 Tab.; Pau.

Bahrig, B., Mensink, H. & Mergelsberg, W. (1986): Das Steinheimer Becken (Süddeutschland). Erläuterungen zu einer geologischen Karte 1:10000. – Bochumer geol. u. geotechn. Arb., **21**: 1–31, 5 Abb., 1 Kt.; Bochum.

Battish, S.K. (1978): Record of *Pseudocypretta* Klie, 1933 and *Tanycypris* Triebel, 1959 (Crustacea: Ostracoda) from India. – Current Science, **47/7**: 247–248, 3 Abb.; Bangalore (Indien).

Bodina, L.E. (1961): Ostrakody tretičnyh otloženij Zajsanskoj i Ilijskoj depressij. [Ostracoda from Tertiary deposits of the Zaysan and Iliy depressions.] – Mikrofauna SSSR, **12** (Trudy VNIGRI, 170): 43–139, 14 Taf., 18 Abb.; Leningrad.

Carbonnel, G. (1969): Les ostracodes du Miocène Rhodanien: systematique, biostratigraphie écologique, paléobiologie. – Docum. Lab. Géol. Lyon, **32/1/2**: 1–469, 48 Abb., 16 Taf., 57 Tab.; Lyon.

Carbonnel, G. & Ritzkowski, S. (1969): Ostracodes lacustres de l'Oligocène (Melanienton) de la Hesse – (Allemagne). – Archives des Sciences, **22/1**: 55–82, 5 Taf., 4 Abb., 2 Tab.; Genève.

Carbonnel, G., Weidmann, M. & Berger, J.-P. (1985): Les ostracodes lacustres et saumâtres de la Molasse de Suisse occidentale. – Revue de Paléobiologie, **4/2**: 215–251, 8 Taf., 2 Abb., 13 Tab.; Genève.

Dehm, R., Gall, H., Höfling, R., Jung, W. & Malz, H. (1977): Die Tier- und Pflanzenreste aus den obermiozänen Riessee-Ablagerungen in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. – Geologica Bavarica, **75**: 91–109, 1 Beil., 1 Tab.; München.

Diebel, K. & Pietrezeniuk, E. (1969): Ostracoden aus dem Mittelpleistozän von Süßenborn bei Weimar. – Paläont. Abh., A, **3/3–4**: 463–488, 4 Taf., 12 Abb.; Berlin.

– (1975): Ostracoden aus dem holozänen Travertin von Bad Langensalza. – Quartärpaläontologie, **1**: 27–55, 4 Abb., 6 Taf.; Berlin.

Finger, I. (1998): Gastropoden der *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens (Miozän, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B; Stuttgart. – [Im Druck]

Freels, D. (1980): Limnische Ostrakoden aus Jungtertiär und Quartär der Türkei. – Geol. Jb., B, **39**: 3–169, 2 Abb., 2 Tab., 18 Taf.; Hannover.

Fuhrmann, R. & Pietrzeniuk, E. (1990): Die Ostrakodenfauna des Interglazials von Gröbern (Kreis Gräfenhainichen). – Altenbg. naturwiss. Forschung, **5**: 168–193, 7 Taf., 6 Abb., 1 Tab.; Altenburg. – [1990a]

– (1990): Die Ostrakodenfauna des Interglazials von Grabschütz (Kreis Delitzsch). – Altenbg. naturwiss. Forschung, **5**: 202–227, 6 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Altenburg. – [1990b]

Fuhrmann, R. (1991): Ostrakoden aus den Holstein-Interglazialbecken Wildschütz und Dahlen (Sachsen). – Z. geol. Wiss., **19/3**: 269–288, 3 Taf., 6 Abb., 1 Tab.; Berlin.

Gorthner, A. (1992): Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen. Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis"* im Steinheimer Becken. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **190**: 1–173, 10 Taf., 56 Abb., 27 Tab.; Stuttgart.

Gorthner, A. & Meier-Brook, C. (1985): The Steinheim Basin as paleo-ancient lake. – *In*: Bayer, U. & Seilacher, A. (Hrsg.): Sedimentary and Evolutionary Cycles. – Lecture Notes in Earth Sciences, **1**: 322–334, 7 Fig., 1 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).

Gottschick, F. (1911): Aus dem Tertiärbecken von Steinheim a. A. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **67**: 496–534, 1 Taf., 7 Abb., 1 Kt.; Stuttgart.

– (1920): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Jen. Z. Naturwiss., **56** (NF **49**): 155–216, 3 Taf., 8 Abb.; Jena.

Gottschick, F. & Wenz, W. (1916): Die Sylvana-Schichten von Hohenmemmingen und ihre Fauna. – Nachrichtenbl. Deutsch. malakozool. Ges., **48/1–3**: 17–31, 55–74, 97–113, 1 Taf.; Frankfurt.

Griffiths, H. I. (1995): European Ouaternary Freshwater Ostracoda: a Biostratigraphic and Palaeobiographic Primer. – Scopolia, **34**: 1–168; Ljubljana.

Hartmann, G. (1989): Ostracoda. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Bd. Arthropoda, 1. Abt. Crustacea. 2. Buch, IV. Teil, 5. Lfg. S. 787–1067, 59 Abb., 8 Taf.; Jena (G. Fischer).

Heitkamp, U. (1979): Postembryonales Größenwachstum limnischer Cyprididae (Crustacea, Ostracoda). – Zool. Anz., **202/5–6**: 391–412, 11 Abb., 7 Tab.; Jena.

Henderson, P. A. (1990): Freshwater Ostracods. Keys and notes for the identification of the species. – Synopses of the British Fauna (New Series), **42**: 1–228, 95 Abb.; Oegstgeest (Dr. W. Backhuys).

Hilgendorf, F. (1863): Beiträge zur Kenntniß des Süßwasserkalkes von Steinheim. – Diss. Univ. Tübingen, 42 S. – [Manuskript]

– (1867): Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. – Monatsber. k. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, **1866**: 474–504, 1 Taf.; Berlin.

Hiller, D. (1971): Untersuchungen zur Biologie und zur Ökologie limnischer Ostracoden aus der Umgebung von Hamburg. – Diss. Univ. Hamburg, 189 S., 24 Abb., 34 Tab.

Janz, H. (1983): Die Ostracoden (Crustacea) des Schönbuchs bei Tübingen. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **138**: 245–259, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1992): Die miozänen Süßwasserostrakoden des Steinheimer Beckens (Schwäbische Alb, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **183**: 1–117, 18 Taf., 20 Abb., 18 Tab.; Stuttgart.

– (1993): Die Bedeutung der Ostrakoden (Crustacea) des Steinheimer Beckens für die Diskussion um die Gestaltveränderungen der Planorbidae (Gastropoda) im Laufe der Seegeschichte. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **148**: 33–51, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1995): Neubeschreibung von *Strandesia risgoviensis* nov. comb. (Sieber 1905) (Crustacea, Ostracoda) aus dem Nördlinger Ries (Miozän, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **233**: 1–17, 2 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1997): Über zwei Arten der Gattung *Strandesia* Stuhlmann 1888 (Ostracoda) aus dem Miozän Süddeutschlands. – Sonderveröffentlichungen des Geologischen Instituts der Universität zu Köln, **xx**: 1 Taf., 2 Abb.; Köln. – [Im Druck]

Kempf, E. & Scharf, B.W. (1980): Lebende und fossile Muschelkrebse (Crustacea: Ostracoda) vom Laacher See. – Mitt. Pollichia, **68**: 205–236, 8 Taf., 2 Abb., 3 Tab.; Bad Dürkheim.

Kheil, J. (1964): Die Ostrakoden der Mydlovary-Schichtenfolge im Südböhmischen Třeboň-Becken. – Sbornik Geologičkých Věd, Paleontologie, řada P, **4**: 7–46, 13 Abb., 4 Taf.; Praha.

Klie, W. (1932): Die Ostracoden der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. – Arch. Hydrobiol., Suppl. **11** (Tropische Binnengewässer 3): 447–502, 6 Taf. (64–69), 1 Tab.; Stuttgart.

– (1938): Krebstiere oder Crustacea III: Ostracoda, Muschelkrebse. – *In*: Dahl, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. **34**: 1–230, 786 Abb.; Jena (G. Fischer).

Lienenklaus, E. (1905): Die Ostrakoden des Mainzer Tertiärbeckens. – Ber. Senckenberg. naturforsch. Ges., **1905**: 3–74, 4 Taf.; Frankfurt a. M.

Löffler, H. & Danielopol, D.L. (1978): Ostracoda (Cyprididae). – *In*: Illies, J. (Hrsg.): Limnofauna Europaea. 196–208; Stuttgart (G. Fischer).

Lutz, A.-K. (1965): Jungtertiäre Süßwasser-Ostracoden aus Süddeutschland. – Geol. Jb., **82**: 271–329, 30 Abb., 1 Taf.; Hannover.

Mallwitz, J. (1984): Untersuchungen zur Ökologie litoraler Ostracoden im Schmal- und Lüttauersee (Schleswig-Holstein, BRD). – Arch. Hydrobiol., **100/3**: 311–339, 16 Abb., 4 Tab.; Stuttgart.

Malz, H. (1976): *Heterocypris* vel *Cyprinotus*? Ist die Morphologie des Gehäuses entscheidend für die Bestimmung rezenter Ostracoden-Gattungen? – Senck. leth., **57/2/3**: 185–199, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Frankfurt.

– (1977): Cypridopsine Ostracoden aus dem Tertiär des Mainzer Beckens. – Senck. leth., **58/4–5**: 219–261, 7 Taf., 5 Abb.; Frankfurt a. M.

Malz, H. & Moayedpour, E. (1973): Miozäne Süßwasser-Ostracoden aus der Rhön. – Senck. leth., **54/2/4**: 281–309, 5 Abb., 5 Taf.; Frankfurt.

Mandel'shtam M. I. & Shneider G.F. (1968): The fossil Ostracoda of the U.S.S.R. Family Cyprididae. – (Trudy VNIGRI **203**, Leningrad, 1963). Tranl. by E. Lees, ed. by Brit. Mus. (Nat. Hist.), **1**: III1–249, Abb. 1–96; **2**: III250–532, Abb. 97–113, 42 Taf.; Boston Spa, Yorkshire (Nat. Lending Libr. Sci. and Technol.).

Marmonier, P., Meisch, C. & Danielopol, D.L. (1989): A Review of the Genus *Cavernocypris* Hartmann (Ostracoda, Cypridopsinae): Systematics, Ecology and Biogeography. – Bull. Soc. Nat. Luxemb., **89**: 221–278: 19 Abb., 3 Tab.; Luxembourg.

Martens, K. (1990): Taxonomic revision of African Cypridini. Part I: the genera *Cypris* O.F. Müller, *Pseudocypris* Daday and *Globocypris* Klie (Crustacea, Ostracoda). – Bulletin de l'Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgiques, Biologie, **60**: 127–172: 25 Abb.; Brüssel.

– (1994): Ostracod speciation in ancient lakes: a review. – *In*: MARTENS, K., GODDEERIS, B. & COULTER, G. (eds.): Speciation in Ancient Lakes. – Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., **44**: 203–222, 2 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

MATZKE-KARASZ, R. (1995): Aktuelle Gattungs- und Artmerkmale bei *Scottia*, *Cyclocypris*, *Psychrodromus* und *Mesocypris* (Ostracoda). – Sonderveröffentlichungen des Geologischen Instituts der Universität zu Köln, **97**: 1–285, 28 Taf., 222 Abb., 19 Tab.; Köln.

MEISCH, C. (1985): Revision of the Recent West European Species of the Genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part II: Species with long swimming setae on the second antennae. – Trav. Sci. Mus. Hist. nat. Luxembourg, **6**: 1–95, 27 Abb.; Luxembourg.

MENSINK, H. (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). – Palaeontographica, A, **183/1–3**: 1–63, 10 Taf., 29 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

MÜLLER, G.W. (1900): Deutschlands Süsswasserostracoden. – Zoologica, **12/30**: 1–112, 21 Taf.; Stuttgart.

NÜCHTERLEIN, H. (1969): Süßwasserostracoden aus Franken. Ein Beitrag zur Systematik und Ökologie der Ostracoden. – Int. Rev. ges. Hydrobiol., **54/1**: 223–287, 37 Abb.; Berlin.

NÜTZEL, A. & BANDEL, K. (1993): Studies on the side-branch planorbids (Mollusca, Gastropoda) of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch (southern Germany). – Scripta Geol., Spec. Issue **2**: 313–357, 9 Taf., 13 Abb.; Leiden.

PETKOVSKI, T.K. (1969): Einige neue und bemerkenswerte Candoninae aus dem Ohridsee und einigen anderen Fundorten in Europa (Crustacea, Ostracoda). – Acta Mus. Maced. Sci. nat., **11/5**: 81–111, 2 Taf., 72 Abb.; Skopje.

PIETRZENIUK, E. (1985): Ostrakoden aus dem holozänen Travertin von Weimar. – Z. geol. Wiss., **13/2**: 207–233, 5 Taf., 3 Abb., 3 Tab.; Berlin.

– (1991): Die Ostrakodenfauna des Eem-Interglazials von Schönfeld, Kr. Calau (Niederlausitz). – Natur und Landschaft in der Niederlausitz, Sonderheft: Eem von Schönfeld 1: 92–116, 5 Taf., 3 Abb., 5 Tab.; Cottbus (Naturwissenschaftlicher Verein der Niederlausitz e.V.).

REICHENBACHER, B. (1989): Feinstratigraphische Gliederung der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. – Geologica Bavarica, **94**: 135–177, 3 Taf., 3 Abb., 4 Tab.; München.

SCHUDACK, M. & JANZ, H. (1997): Die Charophyten der miozänen *kleini*-Schichten: Hinweise auf Alter und Frühentwicklung des Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland). – Sonderveröffentlichungen des Geologischen Instituts der Universität zu Köln, **xx**: 2 Taf., 2 Abb., 1 Tab.; Köln. – [Im Druck]

SIEBER, E. (1905): Fossile Süßwasser-Ostrakoden aus Württemberg. – Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Würtemberg, **61**: 321–346, 16 Abb., 2 Taf., 46 Fig.; Stuttgart.

SOKAČ, A. (1972): Pannonian and Pontian Ostracode Fauna of Mt. Medvednica. – Palaeont. Jugoslavica, **11**: 1–140, 47 Taf., 3 Abb., 1 Tab., 1 Kt.; Zagreb.

STCHEPINSKY, A. (1960): Étude des ostracodes du Sannoisien de l'Alsace. – Bull. Serv. Carte géol. Alsace Lorraine, **13/1**: 11–33, 3 Taf., 1 Tab.; Strasbourg.

STRAUB, E.W. (1952): Mikropaläontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a.d.Donau – Geol. Jb., **66**: 433–524, 24 Abb., Taf. 4, 3 Texttaf.; Hannover.

SYWULA, T. (1981): New Taxa of Ostracoda (Crustacea) from Pomerania (North Poland). – Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. biol., Cl. II, **28**/ 10–11: 625–636, 2 Taf., 6 Abb.; Warszawa.

TAMBAREAU, Y. (1984): Les Ostracodes du „Montien Continental" de Hainin, Hainaut, Belgique. – Rev. Micropaléont., **27/2**: 144–156, 2 Taf., 1 Tab.; Paris.

TRIEBEL, E. (1959): Zur Kenntnis der Ostracoden-Gattungen *Isocypris* und *Dolerocypris*. – Senck. biol., **40/3–4**: 155–170, 7 Taf.; Frankfurt a. M.

VAN MORKHOVEN, F.P.C.M. (1963): Post-Paleozoic Ostracoda. Their Morphology, Taxonomy, and Economic Use. Vol. II, Generic Descriptions, 478 pp.; Amsterdam, London & New York (Elsevier).

ZÖBELEIN, H.K. (1985): Stratigraphie der nördlichen und teils mittleren Vorlandmolasse zwischen Hegau und Isar anhand von 11 Profilen. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **25**: 209–273, 1 Abb., 2 Tab. (Text), 1 Tab. (Beilage); München.

Anschrift des Verfassers:
Dr. H. Janz, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Anmerkungen zu den Tafeln:
L = linke, R = rechte Klappe, G = Gehäuse, B = Bruchstück; in Klammern sind jeweils Länge und Höhe (bei G und B nur Länge) in µm angegeben. Alle Stücke: Mittelmiozän, Steinheimer Becken, *kleini*-Schichten.

Tafel 1

Metacypris cordatoides CARBONNEL

Fig. 1. L (445, 274), Innenansicht, ca. x115; Probe Gg 3. – SMNS 62888/1.
Fig. 2. R (439, 274), Innenansicht, ca. x115; Probe Gg 3. – SMNS 62888/2.
Fig. 3. G (451), Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x115; Probe Gg 3. – SMNS 62888/3.

Darwinula stevensoni (BRADY & ROBERTSON)

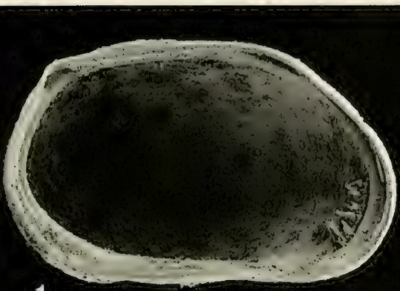
Fig. 4. R (720, 306), Innenansicht, ca. x80; Probe Gf 3. – SMNS 62889/1.

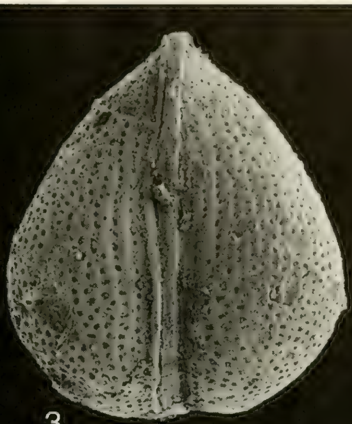
Darwinula cylindrica STRAUB

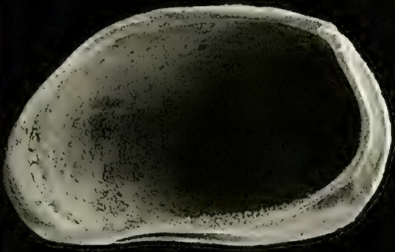
Fig. 5. L (476, 213), Innenansicht, ca. x100; Probe Gf 5(SO). – SMNS 62890/1.
Fig. 6. R (488, 212), Innenansicht, ca. x100; Probe Gf 5(SO). – SMNS 62890/2.
Fig. 7. R (488, 220), Außenansicht, ca. x100; Probe Gf 5. – SMNS 62890/3.
Fig. 8. R (479, 205), Ventralansicht, ca. x100; Probe Gf 5(SO). – SMNS 62890/4.
Fig. 9. G (500); Dorsalansicht (Vorderende oben); Probe Gf 5(SO). – SMNS 62890/5.

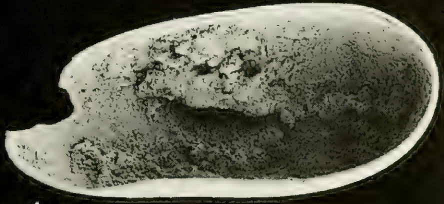
Ilyocypris binocularis SIEBER

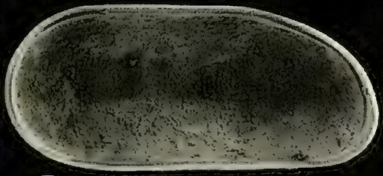
Fig. 10. L (836, 491), Innenansicht, ca. x60, a: posteroventrale Innenlamelle, ca. x145; Probe Gb 6. – SMNS 62891/1.

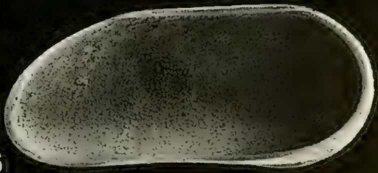

1

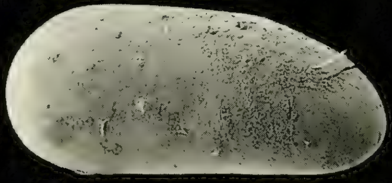

3

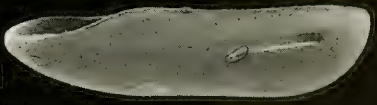

2

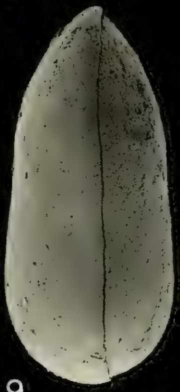

4

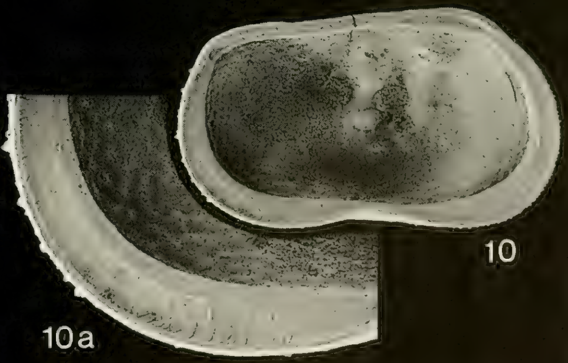

5


6


7


8


9


10a

10

Tafel 2

Ilyocypris sp.

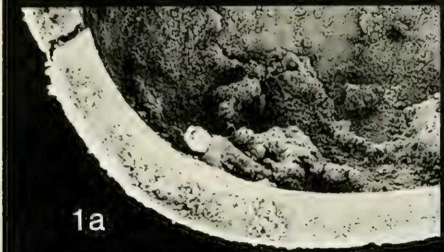
Fig. 1. L (990, 522), Form 1, Innenansicht, ca. x60, a: posteroventrale Innenlamelle, ca. x150; Probe Ge 1. – SMNS 62892/1.
Fig. 2. L (810, 440), Form 2, Innenansicht, ca. x60, a: posteroventrale Innenlamelle, ca. x130; Probe Gf 2. – SMNS 62892/2.
Fig. 3. L (746, 414), Form 3, Innenansicht, ca. x60, a: posteroventrale Innenlamelle, ca. x145; Probe Gc 3. – SMNS 62892/3.

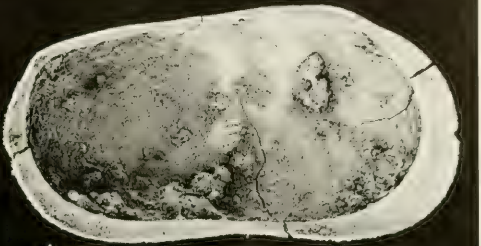
Notodromas monacha (O.F. Müller)

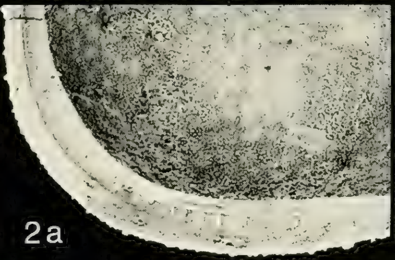
Fig. 4. L, juvenil (608, 422), Innenansicht, ca. x90; Probe Ge 6. – SMNS 62910.

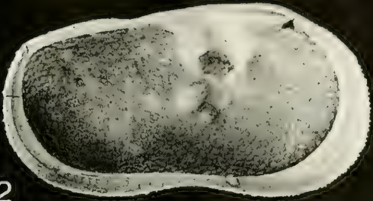
Candona (?) sp. 1

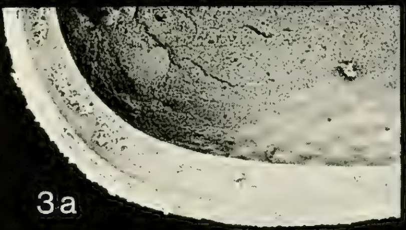
Fig. 5. L (529, 262), Innenansicht, ca. x100; Probe Gf 3/4. – SMNS 62893/1.
Fig. 6. R (518, 244), Innenansicht, ca. x100; Probe Gf 3/4. – SMNS 62893/2.
Fig. 7. G (524), Dorsalansicht (Vorderende links), ca. x100; Probe Gf 5(SO). – SMNS 62893/3.

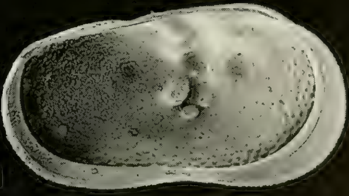

1a

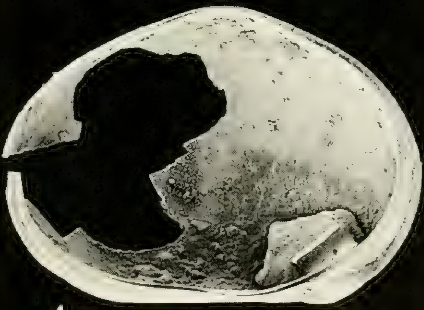

1

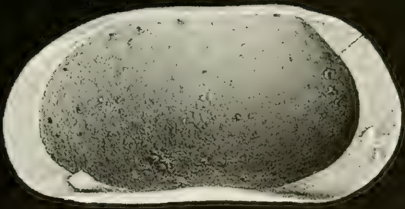

2a

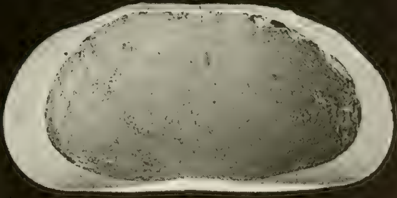

2

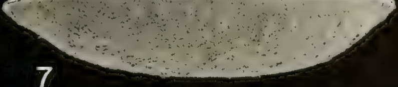

3a


3


4


5


6


7

Tafel 3

Candona (?) sp. 2

Fig. 1. G (570), Außenansicht von links, ca. x100; Probe Gf 7. – SMNS 62894/1.

Candona (?) sp. 3

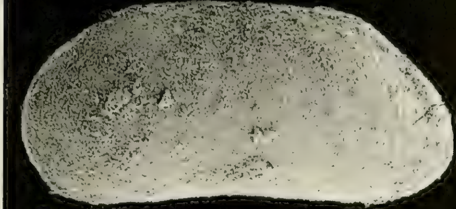
Fig. 2. G (526), Außenansicht von links, ca. x100; Probe Gb 9. – SMNS 62895/1.

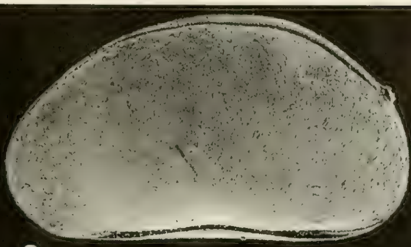
Fabaeformiscandona fabaeformis (Fischer)

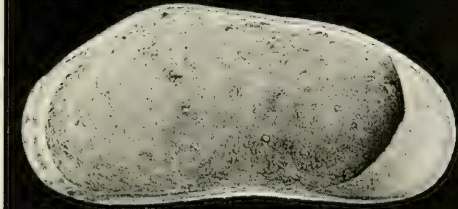
Fig. 3. L (893, 420), Innenansicht, ca. x60; Probe Gf 6. – SMNS 62896/1.
Fig. 4. R (870, 401), Innenansicht, ca. x60; Probe Gf 3/4. – SMNS 62896/2.

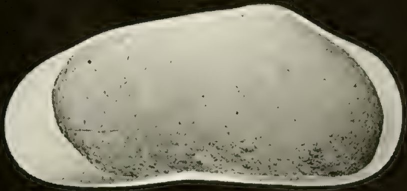
Fabaeformiscandona cf. *balatonica* (Daday)

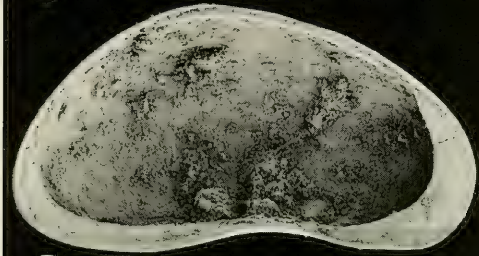
Fig. 5. L♂ (1095, 585), Innenansicht, ca. x55; Probe Gf 4. – SMNS 62897/1.
Fig. 6. R♂ (1005, 522), Innenansicht, ca. x55; Probe Ge 6. – SMNS 62897/2.
Fig. 7. L♀ (1043, 525), Innenansicht, ca. x55; Probe Gf 4. – SMNS 62897/3.
Fig. 8. a: R♀ (915, 465), mittlere Form, Innenansicht, ca. x55; Probe Ge 1. – SMNS 62897/4.
b: R♀ (870, 465), hohe Form, Innenansicht, ca. x55; Probe Ge 1. – SMNS 62897/5.
c: R♀ (968, 458), flache Form, Innenansicht, ca. x55; Probe Ge 3. – SMNS 62897/6.
Fig. 9. G♀ (1035), Außenansicht von rechts, ca. x55; Probe Ge 6. – SMNS 62897/7.
Fig. 10. G♀ (1035), Dorsalansicht (Vorderende links), ca. x55; Probe Ge 6. – SMNS 62897/8.

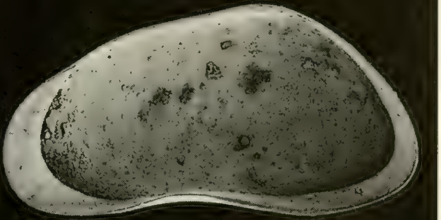

1

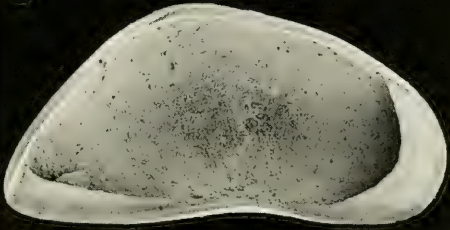

2

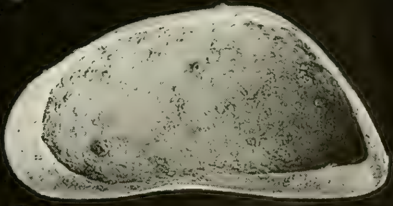

3

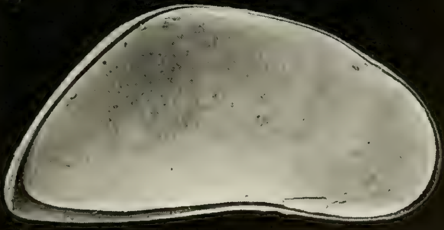

4

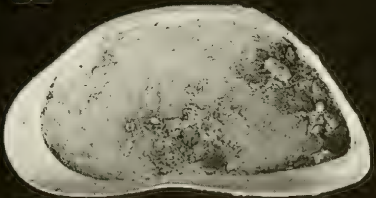

5

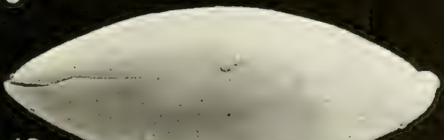

6

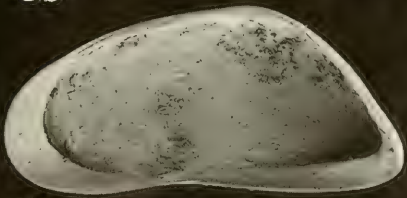

7


8a


9


8b


10


8c

Tafel 4

Fabaeformiscandona cf. *balatonica* (Daday)

Fig. 1. R, A-1 (810, 405), Innenansicht, ca. x65; Probe Ge 6. – SMNS 62897/9.
Fig. 2. R, A-2 (543, 278), Innenansicht, ca. x100; Probe Ge 6. – SMNS 62897/10.

Fabaeformiscandona (?) sp.

Fig. 3. L (784, 370), Innenansicht, ca. x65; Probe Gg 3. – SMNS 62898.

Pseudocandona steinheimensis (Sieber)

Fig. 4. L (968, 552), Innenansicht, ca. x55; Probe Gf 2. – SMNS 62899/1.
Fig. 5. R (947, 527), Innenansicht, ca. x55; Probe Gf 2. – SMNS 62899/2.
Fig. 6. L, A-2 (577, 317), Innenansicht, ca. x90; Probe Ga 5. – SMNS 62899/3.

Pseudocandona cf. *marchica* (Hartwig)

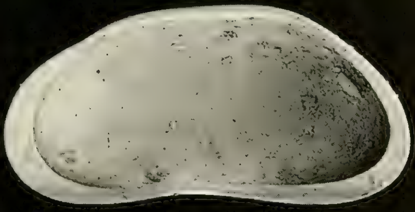
Fig. 7. R (1028, 580), Innenansicht, ca. x55; Probe Gf 2. – SMNS 62900.

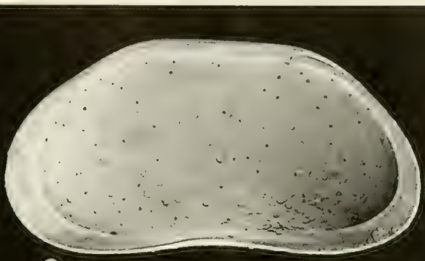
Pseudocandona sp. 1

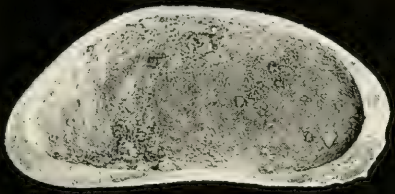
Fig. 8. L, juvenil (683, 332), Innenansicht, ca. x80; Probe Ge 1. – SMNS 62901/1.

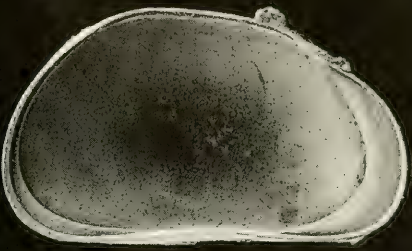
Pseudocandona sp. 2

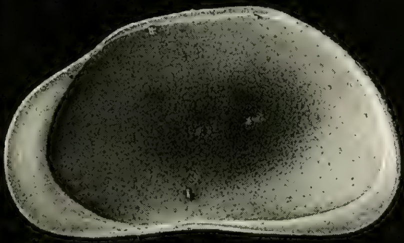
Fig. 9. R, juvenil (513, 267), Außenansicht, ca. x100; Probe Gg 4. – SMNS 62902/1.
Fig. 10. L, juvenil (612, 319), Innenansicht, ca. x80; Probe Gg 3. – SMNS 62902/2.

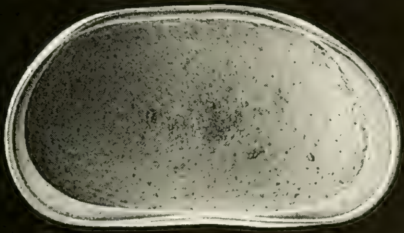

1

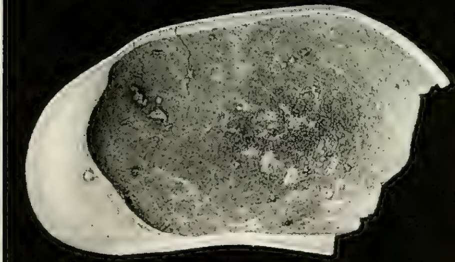

2

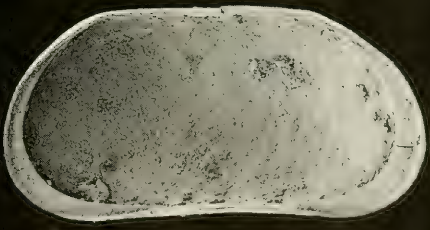

3

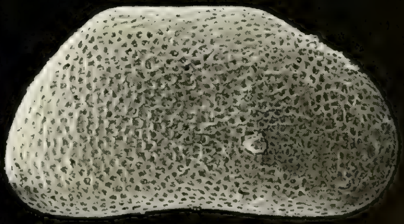

4

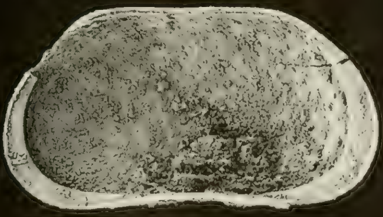

5


6


7


8


9


10

Tafel 5

Candonopsis cf. *kingsleii* (Brady & Robertson)

Fig. 1. L (1125, 527), Innenansicht, ca. x50; Probe Gf 2. – SMNS 62903/1.
Fig. 2. R (1118, 518), Innenansicht, ca. x50; Probe Gf 2. – SMNS 62903/2.
Fig. 3. G (1088), Dorsalansicht (Vorderende links), ca. x50; Probe Gf 2. – SMNS 62903/3.

Candonopsis arida (Sieber)

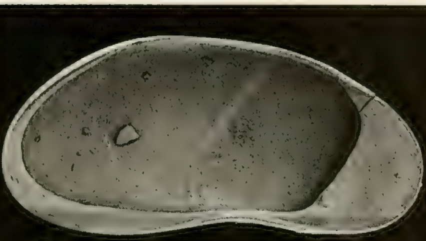
Fig. 4. L (759, 362), Innenansicht, ca. x65; Probe Ga 5. – SMNS 62904/1.
Fig. 5. R (748, 353), Innenansicht, ca. x65; Probe Ga 5. – SMNS 62904/2.

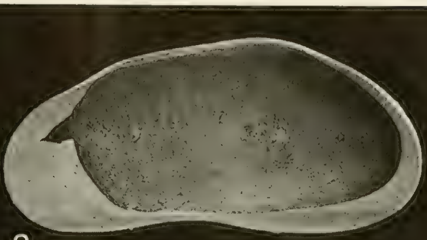
Paracandona euplectella (Brady & Norman)

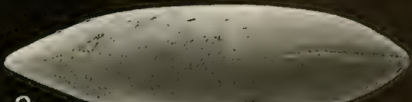
Fig. 6. L (684, 347), Innenansicht, ca. x80; Probe Gf 2. – SMNS 62905/1.
Fig. 7. R (681, 349), Innenansicht, ca. x80; Probe Gf 2. – SMNS 62905/2.
Fig. 8. G (677), Dorsalansicht (Vorderende links), ca. x80; Probe Gf 2. – SMNS 62905/3.
Fig. 9. G (681), Ventralansicht (Vorderende links), ca. x80; Probe Gf 2. – SMNS 62905/4.

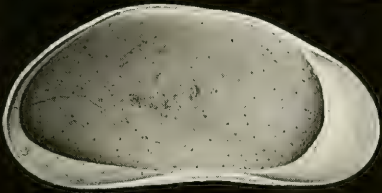
Cyclocypris ovum (Jurine)

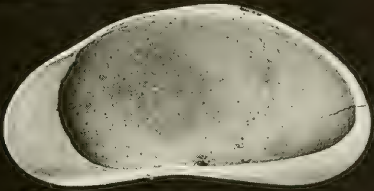
Fig. 10. L (427, 287), Innenansicht, ca. x115; Probe Gc 4. – SMNS 62906/1.
Fig. 11. R (430, 291), Innenansicht, ca. x115; Probe Gc 4. – SMNS 62906/2.

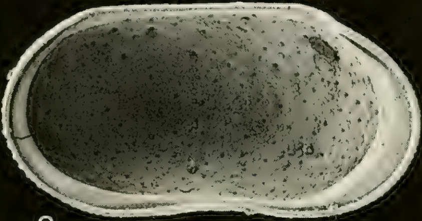

1

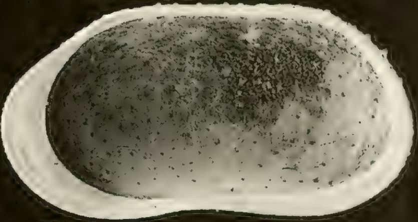

2

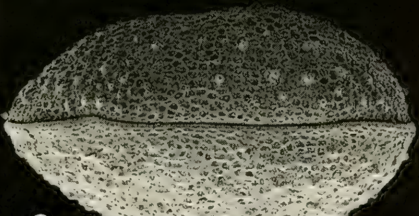

3

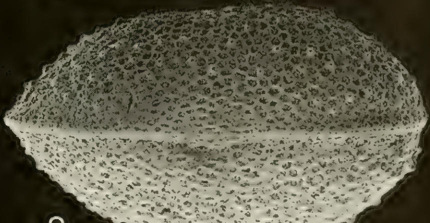

4

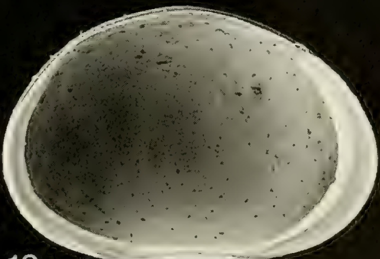

5

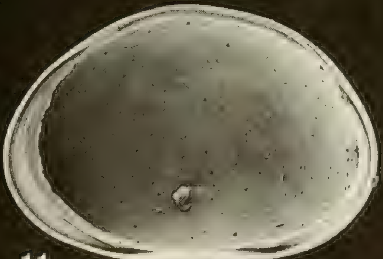

6


7


8


9


10


11

Tafel 6

Cyclocypris ovum (JURINE)

Fig. 1. G (444), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x115; Probe Ge 5. – SMNS 62906/3.
Fig. 2. G (421), Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x115; Probe Gf 2. – SMNS 62906/4.

Cyclocypris cf. *labialis* SYWULA

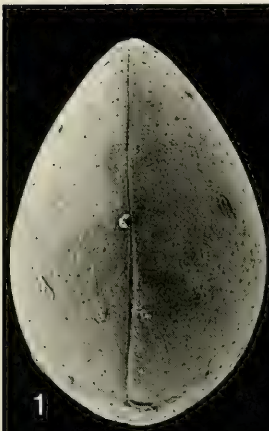
Fig. 3. R (433, 290), Innenansicht, ca. x115; Probe Gf 5. – SMNS 62907/1.
Fig. 4. L (451, 299), Innenansicht, ca. x115; Probe Gf 5. – SMNS 62907/2.
Fig. 5. G (428), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x115; Probe Gf 2/3. – SMNS 62907/3.
Fig. 6. G (427), Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x115; Probe Gf 2/3. – SMNS 62907/4.

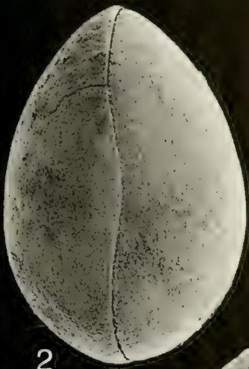
Cypria dorsalta MALZ & MOAYEDPOUR

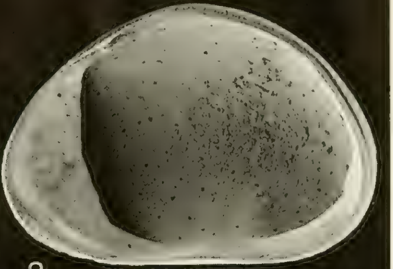
Fig. 7. R (555, 409), Innenansicht, ca. x95; Probe Gf 2. – SMNS 62908/1.
Fig. 8. L (567, 409), Außenansicht, ca. x95; Probe Gf 5. – SMNS 62908/2.
Fig. 9. R (575, 415), Außenansicht, ca. x95; Probe Gf 5. – SMNS 62908/3.

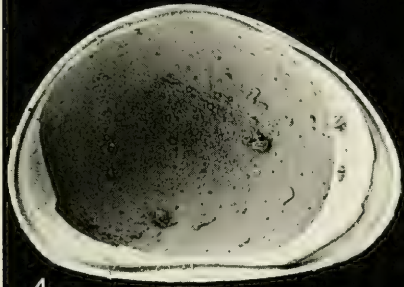
Physocypria sp.

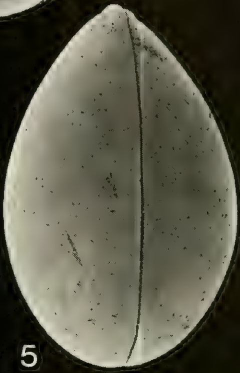
Fig. 10. R (582, 454), Innenansicht, ca. x95; Probe Ge 3. – SMNS 62909/1.

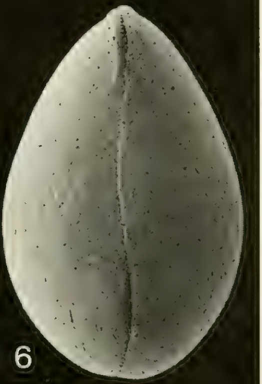

1

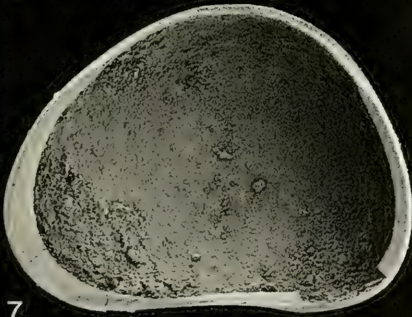

2

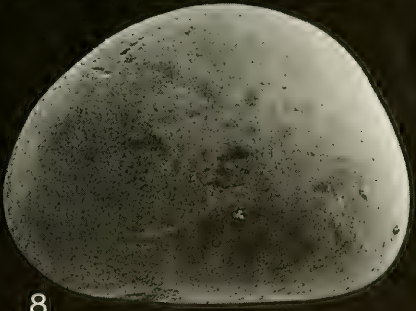

3

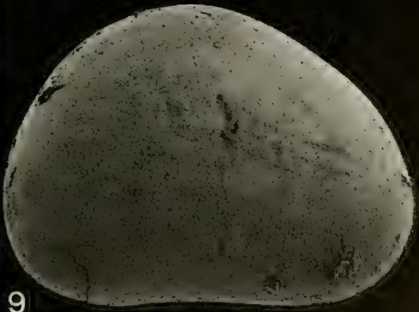

4

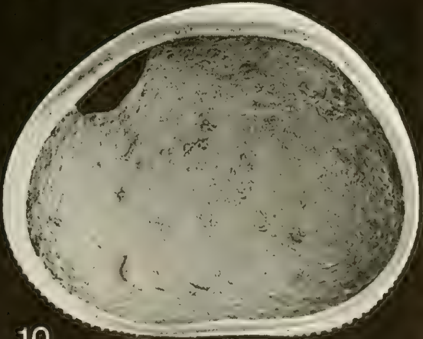

5


6


7


8


9


10

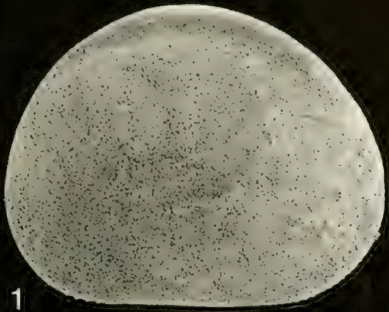
Tafel 7

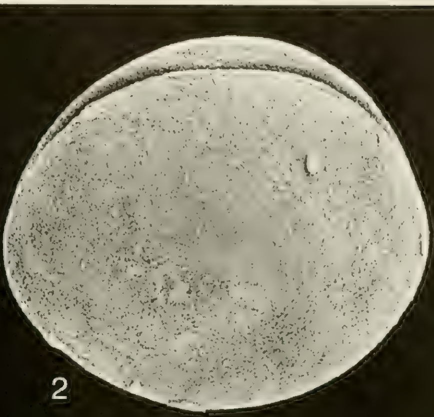
Physocypria sp.

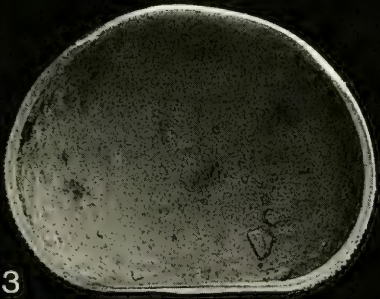
Fig. 1. R (524, 407), Außenansicht, ca. x95; Probe Ge 8. – SMNS 62909/2.
Fig. 2. G (573), Außenansicht von links, ca. x95; Probe Ge 8. – SMNS 62909/3.
Fig. 3. R, A-1 (515, 348), Innenansicht, ca. x95; Probe Ge 8. – SMNS 62909/4.
Fig. 4. L, A-1 (557, 384), Innenansicht, ca. x95; Probe Ge 8. – SMNS 62909/5.

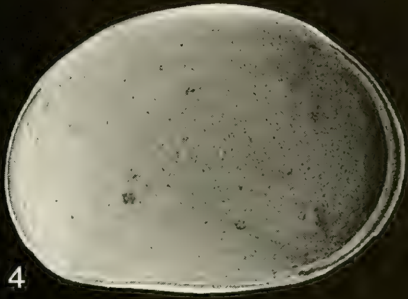
Cypris falki n. sp.

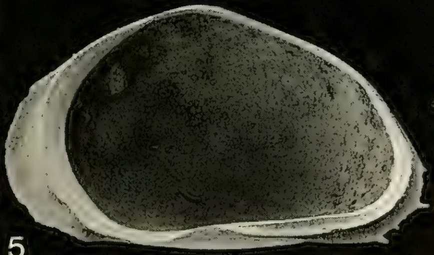
Fig. 5. R (1994, 1086), Holotypus, Innenansicht, ca. x28; Probe Gf 2. – SMNS 62911/1.
Fig. 6. G (2321), Dorsalansicht (Vorderende links), ca. x25; Probe Ge 8. – SMNS 62911/2.
Fig. 7. L (1979, 1086), Innenansicht, ca. x28; Probe Gf 2. – SMNS 62911/3.
Fig. 8. G (1994), Ventralansicht (Vorderende links), ca. x28; Probe Ge 8. – SMNS 62911/4.

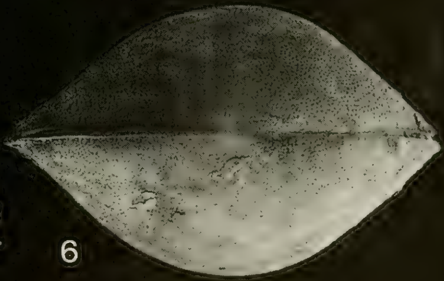

1

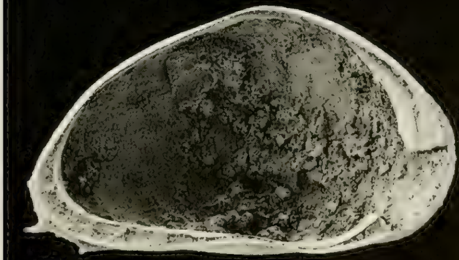

2

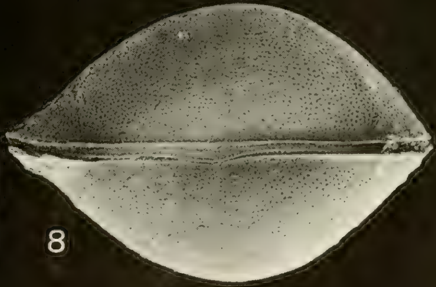

3


4


5


6


7


8

Tafel 8

Cypris falki n. sp.

Fig. 1. L, A-4 (930, 563), Innenansicht, ca. x55; Probe Ge 8. – SMNS 62911/5.
Fig. 2. R, A-4 (975, 570), Innenansicht, ca. x55; Probe Ge 8. – SMNS 62911/6.
Fig. 3. L, A-5 (647, 407), Außenansicht, ca. x80; Probe Ge 8. – SMNS 62911/7.
Fig. 4. R, A-5 (629, 388), Außenansicht, ca. x80; Probe Ge 8. – SMNS 62911/8.
Fig. 5. G, A-5 (681), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x80; Probe Ge 8. – SMNS 62911/9.

Eucypris dulcifons Diebel & Pietrzeniuk

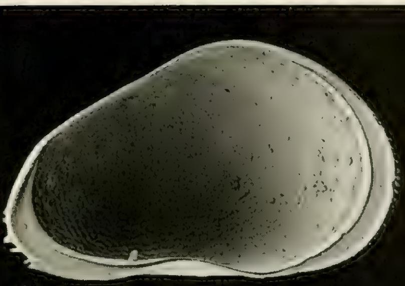
Fig. 6. L, juvenil (1035, 603), Außenansicht, ca. x45; Probe Gc 3. – SMNS 62912/1.
Fig. 7. R (1275, 765), Innenansicht, ca. x45; Probe Gc 4. – SMNS 62912/2.

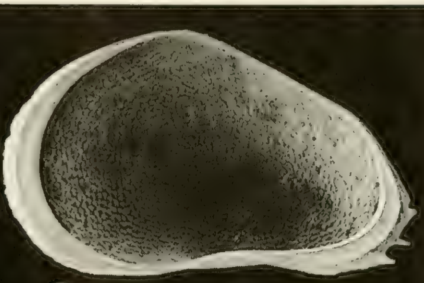
Eucypris sp.

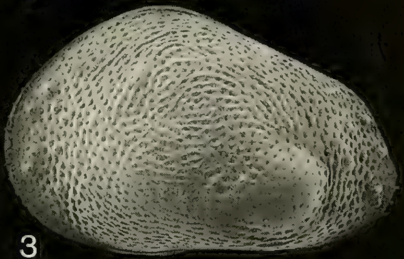
Fig. 8. R (1140, 615), Innenansicht, ca. x45; Probe Gf 3. – SMNS 62913.

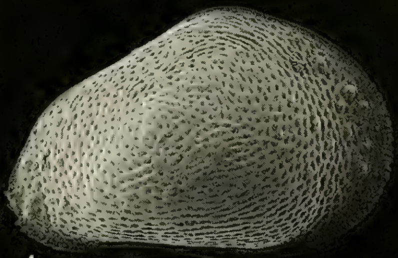
Dolerocypris sp.

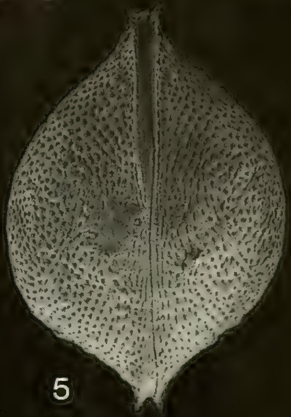
Fig. 9. L (1500, 630), Innenansicht, ca. x35; Probe Gf 3. – SMNS 62914/1.
Fig. 10. G (1622), Außenansicht von rechts, ca. x35; Probe Gg 1. – SMNS 62914/2.

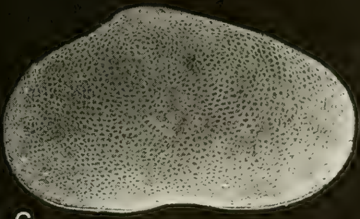

1

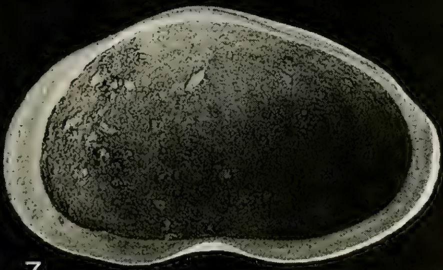

2

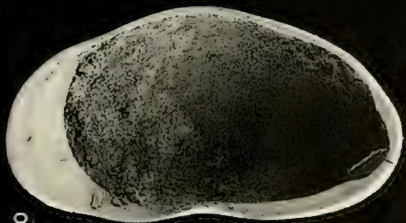

3

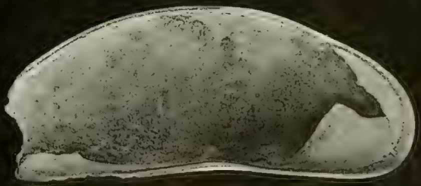

4

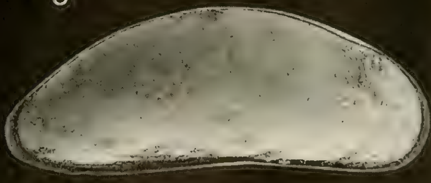

5


6


7


8


9


10

Tafel 9

Strandesia spinosa Stchepinsky

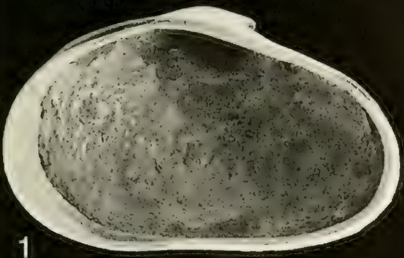
Fig. 1. R (933, 570), Innenansicht, ca. x55; Probe Gf 2. – SMNS 62854/1.
Fig. 2. L (1020, 608), Innenansicht, ca. x55; Probe Ge 6. – SMNS 62854/2.
Fig. 3. R (993, 600), Außenansicht, ca. x55; Probe Ge 6. – SMNS 62854/3.
Fig. 4. L (975, 630), Außenansicht, ca. x55; Probe Ge 6. – SMNS 62854/4.
Fig. 5. G (983), Ventralansicht (Vorderende links), ca. 55; Probe Ge 5. – SMNS 62854/6.

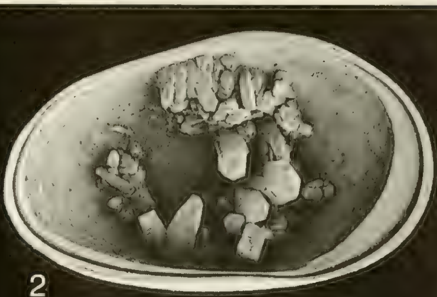
Strandesia sp.

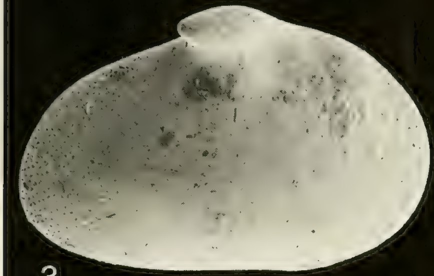
Fig. 6. G (1170), Außenansicht von links, ca. x50; Probe Gg 1. – SMNS 62915.

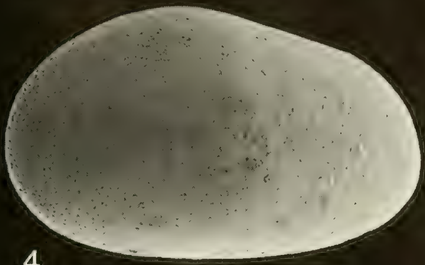
Strandesia (?) sp. juv.

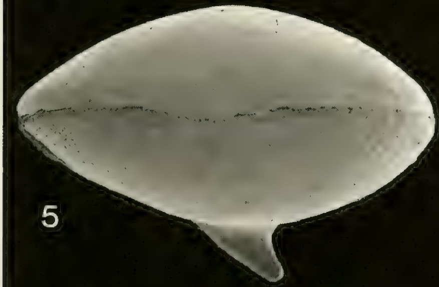
Fig. 7. R (862, 466), Innenansicht, ca. x60; Probe Ge 6. – SMNS 62916/1.
Fig. 8. L (828, 457), Innenansicht, ca. x60; Probe Ge 6. – SMNS 62916/2.
Fig. 9. R (836, 456), Außenansicht, ca. x60; Probe Ge 6. – SMNS 62916/3.
Fig. 10. L (789, 440), Außenansicht, ca. x60; Probe Ge 6. – SMNS 62916/4.

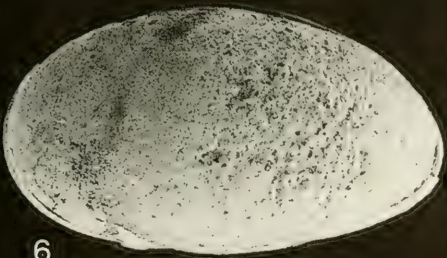

1

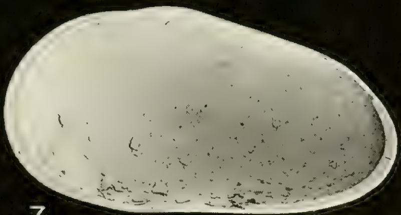

2

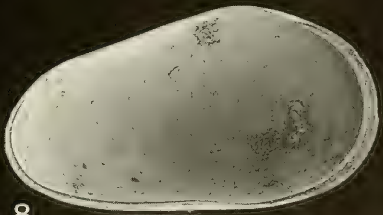

3

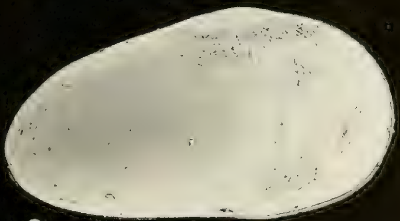

4

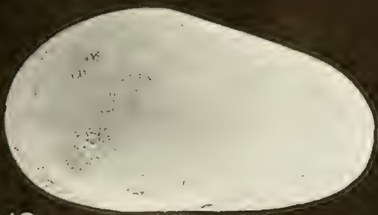

5


6


7


8


9


10

Tafel 10

Cyprinotus inaequalis (Sieber)

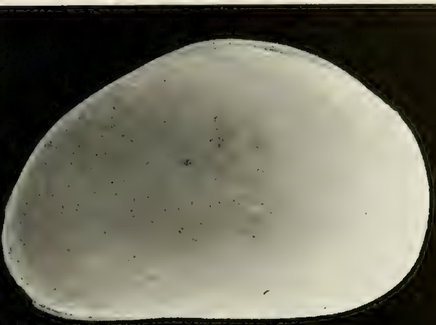
Fig. 1. G (1118), Außenansicht von links, ca. x50; Probe Gc 3. – SMNS 62917/1.
Fig. 2. G (1125), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x50; Probe Gc 3. – SMNS 62917/2.

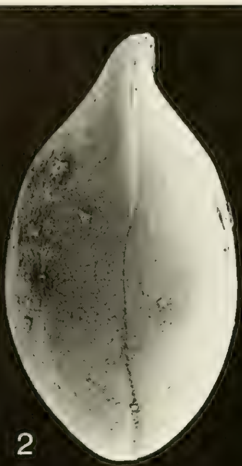
Cyprinotus cf. *vialovi* Schneider

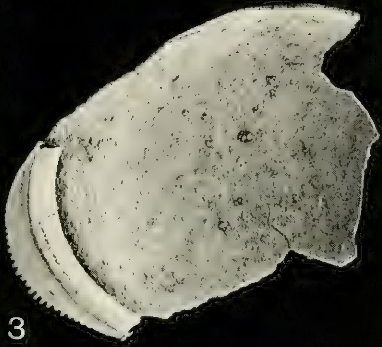
Fig. 3. B, A (860), Vorderrand von R, Innenansicht, ca. x60; Probe Gf 3. – SMNS 62918/1.
Fig. 4. B, A (680), Vorderrand von L, Innenansicht, ca. x75; Probe Gf 3. – SMNS 62918/2.
Fig. 5. R, A-2 (802, 509), Innenansicht, ca. x65; Probe Ge 8. – SMNS 62918/3.

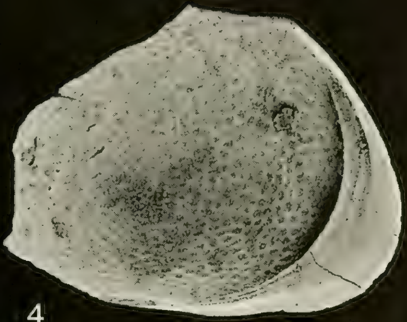
Heterocypris sp. 3

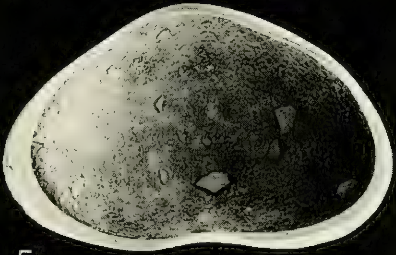
Fig. 6. R (815, 483), Innenansicht, ca. x65; Probe Ge 1. – SMNS 62919/1.
Fig. 7. L (806, 474), Innenansicht, ca. x65; Probe Gf 2. – SMNS 62919/2.
Fig. 8. G (801), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x65; Probe Gf 2. – SMNS 62919/3.
Fig. 9. G (767), Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x65; Probe Gf 3. – SMNS 62919/4.

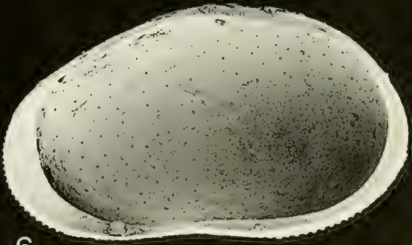

1

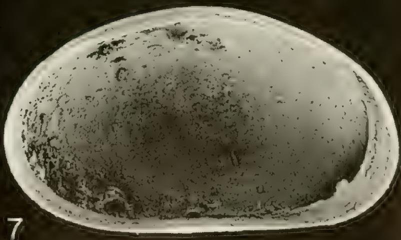

2

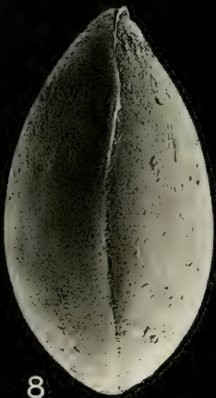

3

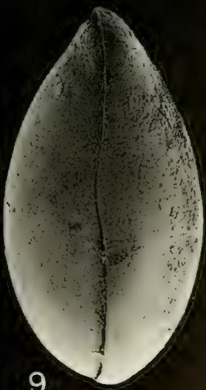

4


5


6


7


8


9

Tafel 11

Heterocypris sp. 3

Fig. 1. R (784, 461); Außenansicht, ca. x65; Probe Gc 4. – SMNS 62919/5.

Heterocypris sp. 4

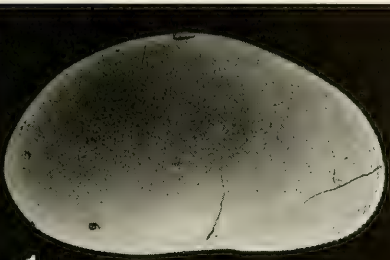
Fig. 2. G (953), Außenansicht von rechts, ca. x55; Probe Gg 1. – SMNS 62920.

Cypridopsis biplanata Straub

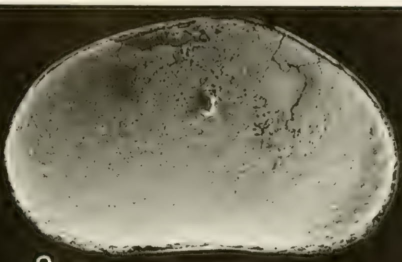
Fig. 3. L (393, 243), Innenansicht, ca. x125; Probe Ga 5. – SMNS 62921/1.
Fig. 4. R (366, 226), Innenansicht, ca. x125; Probe Gc 2. – SMNS 62921/2.
Fig. 5. L (378, 220), Außenansicht, ca. x125; Probe Ga 3. – SMNS 62921/3.
Fig. 6. R (372, 220), Außenansicht, ca. x125; Probe Ga 3. – SMNS 62921/4.
Fig. 7. G (384), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x125; Probe Gd 4. – SMNS 62921/5.
Fig. 8. G (421), breite Form, Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x125; Probe Ge 7. – SMNS 62921/6.
Fig. 9. G (396), Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x125; Probe Gd 4. – SMNS 62921/7.

Cypridopsis cucuroni Carbonnel

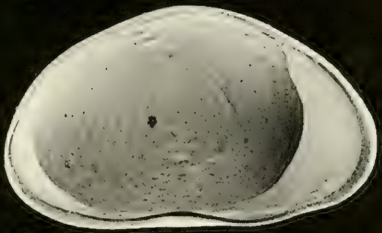
Fig. 10. L (421, 276), Innenansicht, ca. x125; Probe Gf 2/3. – SMNS 62922/1.
Fig. 11. R (418, 274), Innenansicht, ca. x125; Probe Gf 2/3. – SMNS 62922/2.



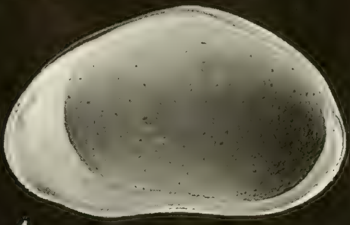
1



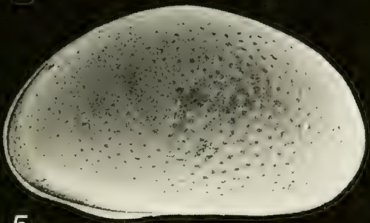
2



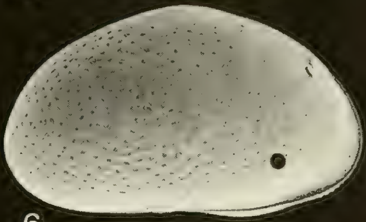
3



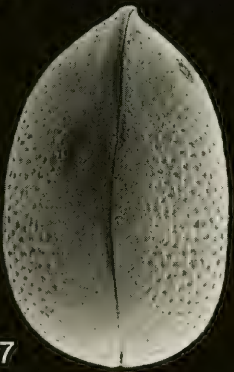
4



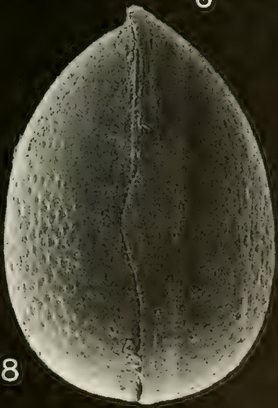
5



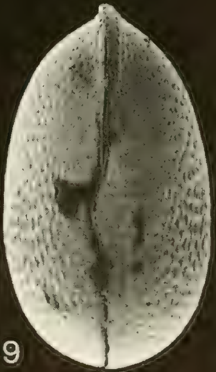
6



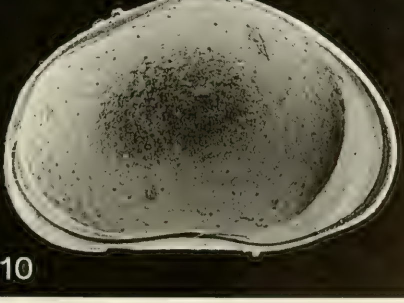
7



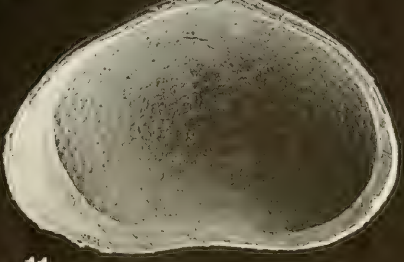
8



9



10



11

Tafel 12

Cypridopsis cucuroni CARBONNEL

Fig. 1. G (415), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x125; Probe Gf 1. – SMNS 62922/3.
Fig. 2. G (418), breite Form, Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x125; Probe Gf 3. – SMNS 62922/4.
Fig. 3. G (390), Ventralansicht (Vorderende oben), ca. x125; Probe Gf 3. – SMNS 62922/5.

Cypridopsis sp. 1

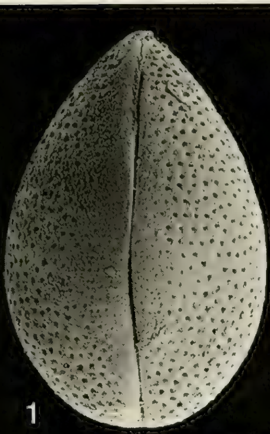
Fig. 4. R (591, 332), Innenansicht (Hinterende bei REM-Montage abgebrochen), ca. x95; Probe Gf 5(SO). – SMNS 62923/1.
Fig. 5. L (561, 308), Innenansicht, ca. x95; Probe Gf 3/4. – SMNS 62923/2.
Fig. 6. G (573), Dorsalansicht (Vorderende oben), ca. x95; Probe Gf 2. – SMNS 62923/3.

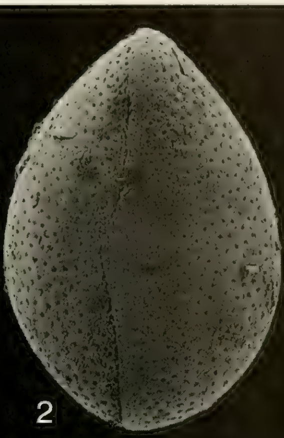
Cavernocypris subterranea (WOLF)

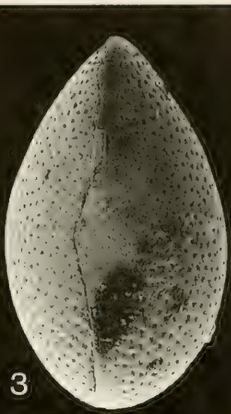
Fig. 7. L (672, 341), Innenansicht, ca. x80; Probe Gc 3. – SMNS 62924/1.
Fig. 8. R (642, 323), Innenansicht, ca. x80; Probe Gc 2. – SMNS 62924/2.
Fig. 9. R (603, 321), Außenansicht, ca. x80; Probe Gc 3. – SMNS 62924/3.

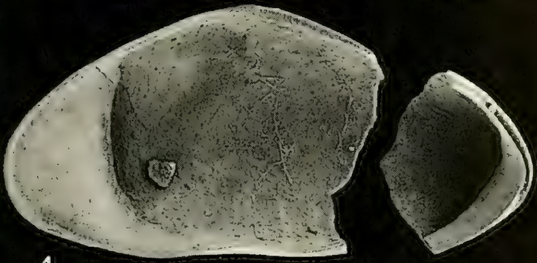
Pseudocypretta sp.

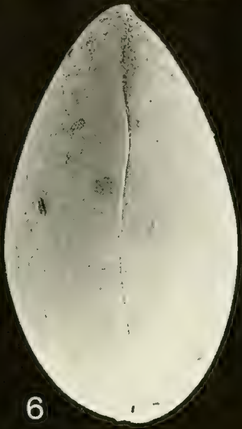
Fig. 10. G (579), Außenansicht von rechts, ca. x100; Probe Gc 4. – SMNS 62929.

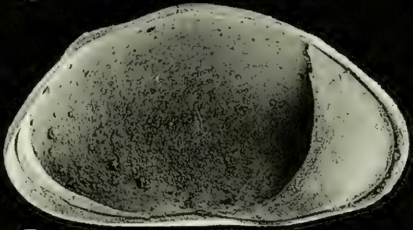

1

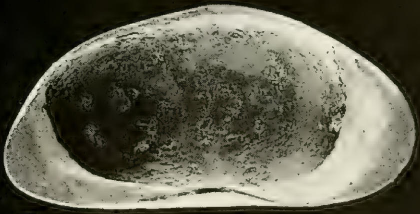

2

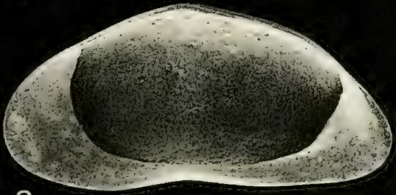

3

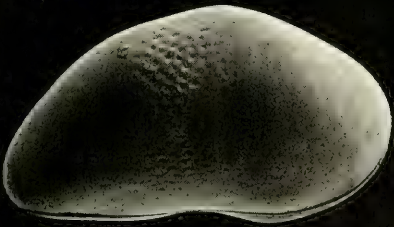

4

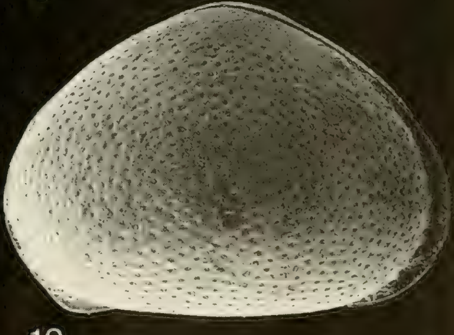

6


5


7


8


9


10

Tafel 13

Potamocypris gracilis (SIEBER)

Fig. 1. L (561, 299), Innenansicht, ca. x100; Probe Gd 4. – SMNS 62925/1.
Fig. 2. L (549, 271), Außenansicht, ca. x100; Probe Gb 6. – SMNS 62925/2.

Potamocypris cf. *arcuata* (SARS)

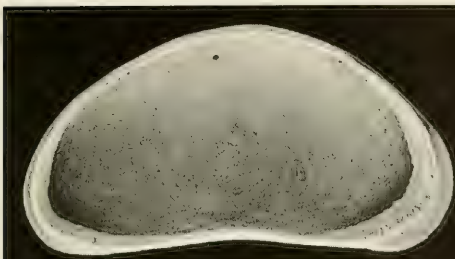
Fig. 3. L (488, 299), Innenansicht, ca. x100; Probe Gf 5. – SMNS 62926/1.
Fig. 4. L (494, 311), Außenansicht, ca. x100; Probe Gf 5. – SMNS 62926/2.

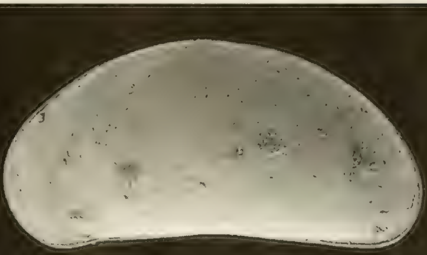
Potamocypris sp. 1

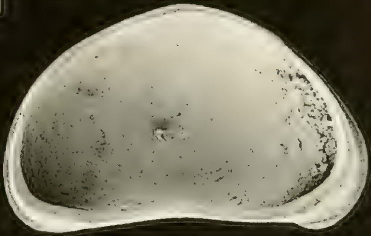
Fig. 5. L (570, 311), Innenansicht, ca. x100; Probe Ge 5. – SMNS 62927/1.
Fig. 6. L (537, 305), Außenansicht, ca. x100; Probe Ge 5. – SMNS 62927/2.

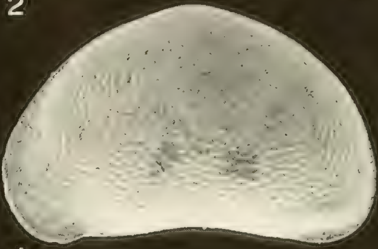
Potamocypris sp. 2

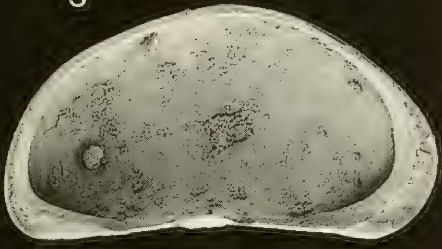
Fig. 7. L (604, 345), glatte Form, Innenansicht, ca. x100; Probe Gc 3. – SMNS 62928/1.
Fig. 8. L (638, 335), glatte Form, Außenansicht, ca. x100; Probe Gd 4. – SMNS 62928/2.
Fig. 9. L (585, 329), Form mit Grübchen, Innenansicht, ca. x100; Probe Gc 3. – SMNS 62928/3.
Fig. 10. L (585, 323), Form mit Grübchen, Außenansicht, ca. x100; Probe Gc 2. – SMNS 62928/4.

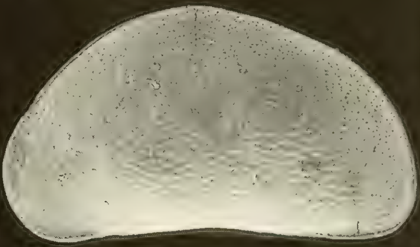

1

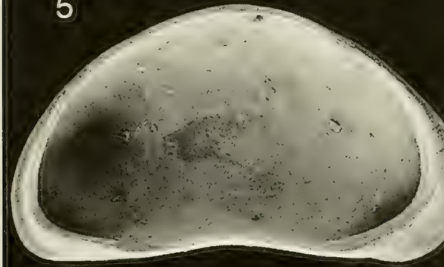

2

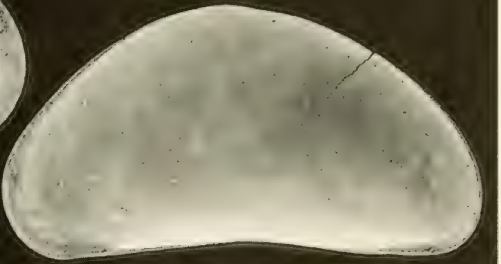

3

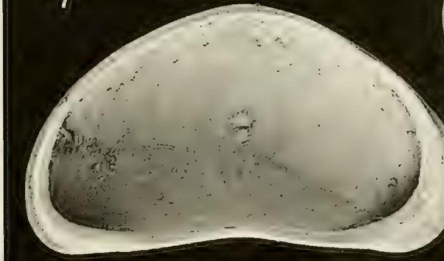

4

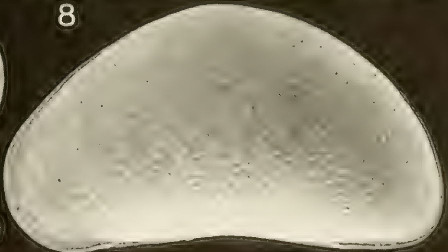

5


6


7


8


9


10

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

S93 I
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 252	12 S.	Stuttgart, 30. 9. 1997

Die Gattung *Ceratites* (Ammonoidea) aus dem Muschelkalk der Provence (Mitteltrias, Südost-Frankreich)

The genus *Ceratites* (ammonoidea) from the Muschelkalk of the Provence (Middle Triassic, SE-France)

Von Max Urlichs, Stuttgart

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Mit 5 Abbildungen

Summary

Ceratites (Austroceratites) toulonensis from the Muschelkalk of the Provence (SE France), known since a long time, is revised. Furthermore, from the same beds *Ceratites (Cycloceratites)* cf. *laevigatus*, characteristic of the *enodis* Zone in the Germanic Basin, is described. Therefore, the *Ceratites*-bearing beds of the Provence and the *enodis* Zone are correlated. The occurrence of the conodont *Budurovignathus truempyi* in these beds indicates a Lower Ladinian age (Middle Triassic).

Resumé

Ceratites (Austroceratites) toulonensis, forme bien connue du Muschelkalk (Trias moyen) de la Provence, est revisé. De plus on décrit de cette région *Ceratites (Cycloceratites)* cf. *laevigatus*, qui est charactéristique dans la zone à *enodis* du domaine germanique. Par cette raison la partie du Muschelkalk de la Provence contenant des ceratites est corrélée à la zone à *enodis*. A cause du conodonte *Budorovignathus truempyi* ces couches correspondent au Ladinien inférieur.

Zusammenfassung

Der seit langem bekannte *Ceratites (Austroceratites) toulonensis* aus dem Muschelkalk der Provence wird revidiert. Außerdem wird von dort *Ceratites (Cycloceratites)* cf. *laevigatus* beschrieben, der im germanischen Becken in der *enodis*-Zone auftritt. Deshalb werden der Ceratiten-führende Bereich des Muschelkalks der Provence und die *enodis*-Zone miteinander korreliert. Das Vorkommen des Conodonten *Budurovignathus truempyi* in diesen Schichten in der Provence und im germanischen Muschelkalk zeigt unterladinisches Alter (Mitteltrias) an.

1. Einleitung

Der Muschelkalk der Provence ist in typisch germanischer Fazies entwickelt (Caron 1965: 39; 1967: 675; Brocard & Philip 1989a: 1201). Aufgrund dieser Ähnlichkeit sind die stratigraphischen Begriffe des germanischen Muschelkalks bis vor kurzem auf die Provence übertragen worden. Dagegen sprachen sich Glintzboeckel (1984) und Brocard (1991: 322) aus, nachdem von Caron (1967) und Brocard & Philip (1989b) eine eigenständige Regionalgliederung für die Provence eingeführt worden war.

Auch die Fauna stimmt mit derjenigen des germanischen Muschelkalks überein, wie des öfteren hervorgehoben wurde (z.B. Theobald 1952: 55; Wagner 1956: 80). Die Ceratiten aus dem Muschelkalk der Provence wurden von Benecke (1895: 235), von Philippi (1901: 391), von Kilian (1922) sowie von Haug (1925: 100) erwähnt und von Riedel (1916), Spath (1934) sowie Wenger (1957) bearbeitet. Trotzdem sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Ceratiten des germanischen Beckens bis jetzt unsicher geblieben. So hielt Riedel (1916: 68) *Ceratites toulonensis* für „ein Analogon... zur Skulpturentwicklung des *Ceratites compressus*". Spath (1934: 486) stellte ein Exemplar von Toulon zu *C. evolutus*. Nach Wenger (1957: 95) dürfte die Gehäuseform von *C. (Austroceratites) toulonensis* mit „*C. compressus* oder *evolutus* übereinstimmen", und ein Exemplar bildete Wenger (1957, Taf. 19, Fig. 6) als *C. (Progonoceratites) raricostatus* ab. Neben *C. (Austroceratites) toulonensis* führte Brocard (1991: 28) *Ceratites (Gymnoceratites) hercynus* auf.

In der Provence kommen Ceratiten nach Wenger (1957: 104) und Theobald (1952: 54) in den oberen Terebratel-Mergeln des Muschelkalks (oberer Teil der For-

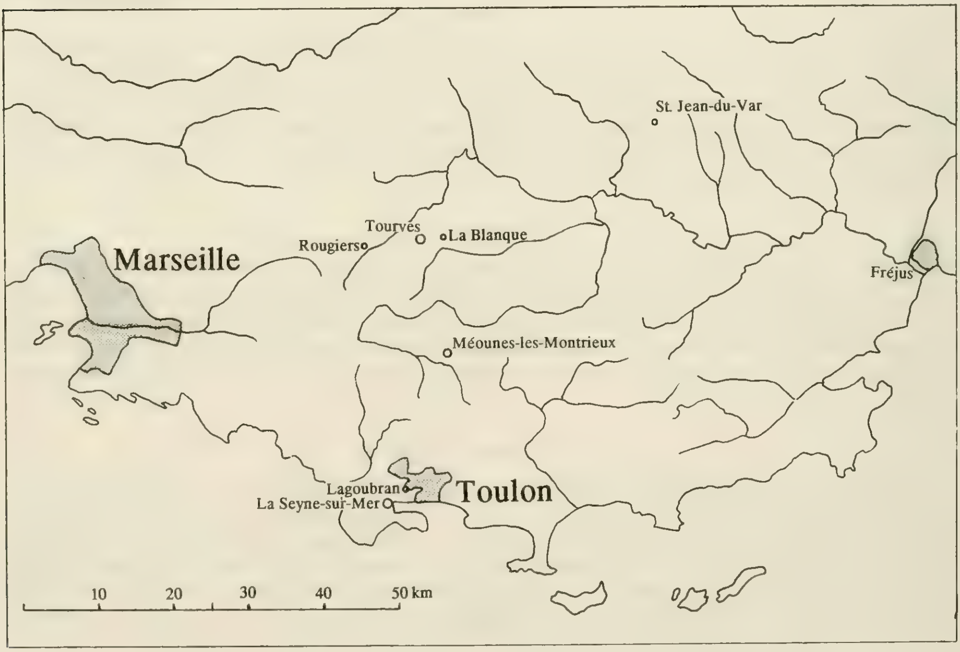


Abb. 1. Lageplan der erwähnten Fundorte.

mation II bei CARON 1967; Einheit F bei BROCARD & PHILIP 1989b, Abb. 3) und nach BROCARD (1991: 28) in der Einheit F unmittelbar über den vulkanischen Lagen vor. Die übrige Erforschungsgeschichte des Muschelkalks der Provence wurde von CARON (1967) und BROCARD (1991) zusammengefaßt. Die genaue Lage der meisten im Text angeführten Fundorte (Abb. 1) ist bei BROCARD (1991, Taf. 22–24) dargestellt.

Ziel vorliegender Arbeit ist, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Ceratiten der Provence mit den germanischen Ceratiten zu klären und den Muschelkalk der Provence mit dem germanischen Muschelkalk mit Hilfe von Ceratiten zu korrelieren.

Dank

Den Anstoß zu vorliegender Arbeit gab Dr. Ch. Brocard (Lyon) mit der Ausleihe der Ceratiten aus der Sammlung der Universität Marseille. Weitere Exemplare stellten Dr. R.-T. Becker (Berlin), Dr. A. Liebau (Tübingen), Dr. D. Phillips (London) und Dr. G. Schairer (München) zur Verfügung. Die Präparation des Materials führte A. Lehmkuhl (Stuttgart) durch, und die Fotos fertigte Frau R. Harling (Stuttgart) an. Auskünfte über Sporen und Pollen erteilte Frau Dr. C. Heunisch (Hannover). Für diese Hilfen bedanke ich mich herzlich.

2. Beschreibung

Genus *Ceratites* DE HAAN 1826

Subgenus *Austroceratites* WENGER 1957

Typusart: *Ceratites (Austroceratites) toulonensis* RIEDEL

Diagnose. – WENGER (1957).

Beziehungen. – Die anderen Untergattungen von *Ceratites* unterscheiden sich von *C. (Austroceratites)* vor allem durch die Lage der Lateralknoten auf der Flankenmitte. Bei Jugendexemplaren von *C. (Austroceratites)* liegen sie deutlich über der Flankenmitte und verlagern sich im Verlauf der Ontogenie zum Marginalrand hin.

In die nächste Verwandtschaft gehört *C. (Cycloceratites)*. Vor allem bei *C. (Cycloc.) laevigatus* sind die Innenwindungen bis auf die Lage der Lateralknoten und die schwach gewölbte Ventralseite ähnlich wie bei *C. (Austroceratites) toulonensis*. *C. (Cycloc.) laevigatus* hat allerdings auf dem Phragmokon eine kräftiger ausgeprägte, dichotome Berippung. Die Lateralrippen sind auf der Flankenmitte der Innenwindungen deutlich verdickt, und zum Marginalrand hin schwächen sie sich allmählich ab. Ab etwa 4 cm Durchmesser ist die Skulptur abgeschwächt. Zuerst werden die Marginalknoten allmählich kleiner und gleichzeitig die Lateralrippen immer schwächer, bis sie auf der Wohnkammer adulter Exemplare völlig verschwunden sind. Im Unterschied zu *C. (Austroceratites)* bleibt die Skulptur bei *C. (Cycloceratites)* auf der Flankenmitte am stärksten ausgeprägt, und der Querschnitt ist höher. Die Verlagerung des Lateralknotens zum Marginalrand hin fehlt also. Eine geringfügige Verschiebung der Lateralknoten während der Ontogenie ist auch bei *C. (Cycloceratites) sublaevigatus* vorhanden. Bei ihm befinden sich die Lateralknoten zuerst knapp unter der Flankenmitte und verlagern sich bis zum Adultstadium zur Flankenmitte.

Eine deutliche Reduktion der Marginalknoten ähnlich wie bei *C. (Austroceratites)* ist bei *C. (Doloceratites)* und *C. (Opheoceratites)* vorhanden. *C. (Doloceratites)* hat im Unterschied zu *C. (Austroceratites)* bis zum Wohnkammerende dichotome Berippung und einen trapezoiden Querschnitt mit flacher bis mäßig gewölbter Ventralseite. Bei *C. (Opheoceratites) compressus* ist der Querschnitt deutlich schmäler und höher, und die Nabelweite ist geringer. Bei dieser Art und bei *C. (Opheoceratites) evolutus* reichen die Einfachrippen auf der Wohnkammer bis zu den Marginalknoten.

Mit in den Vergleich einbezogen wird *Alloceratites.* Diese Gattung aus dem Grenzdolomit des Lettenkeupers (Oberladin), deren einzige bekannte Art *A. schmidi* ist, kommt aufgrund der stratigraphischen Einstufung des Muschelkalks der Provence durch BROCARD (1991) ins Oberladin als Verwandter in Frage. Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß sich die kleinen, runden Lateralknötchen bei *Alloceratites schmidi* unterhalb der Flankenmitte befinden. Weitere Unterschiede sind geringere Nabelweite, hochtrapezoider Querschnitt, dichotome Skulptur und deutliche Marginalkanten bis zum Wohnkammerende adulter Exemplare (A. H. MÜLLER 1969; 1973).

Ceratites (Austroceratites) toulonensis RIEDEL

Abb. 2–4

*1916 *Ceratites toulonensis* n. sp. – RIEDEL, S. 68, Taf. 17, Fig. 2.
v 1934 *Ceratites toulonensis*, RIEDEL. – SPATH, S. 488–489.
v 1957 *C. (Austroceratites) toulonensis* RIEDEL. – WENGER, S. 95, Taf. 19, Fig. 6.

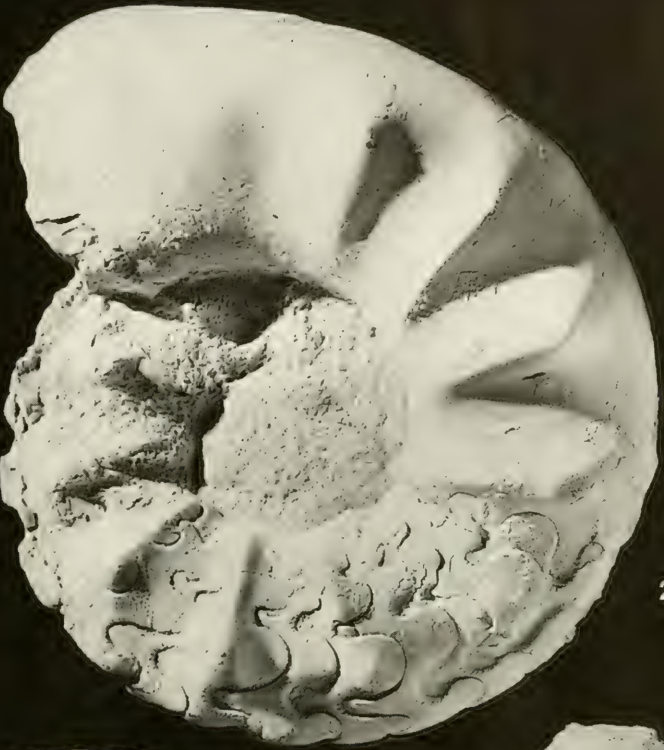
Syntypen: RIEDEL (1916: 68) erwähnte mehrere Exemplare, designierte jedoch keinen Holotypus. Das Original zu RIEDEL 1916, Taf. 17, Fig. 2 und die übrigen Syntypen wurden 1944 in Braunschweig vernichtet (briefl. Mitt. Dr. G. Engel, Braunschweig). Durch die Beschreibung und Abbildung bei RIEDEL (1916) ist die vorliegende Art ausreichend charakterisiert, so daß die Aufstellung eines Neotypus nicht erforderlich ist.

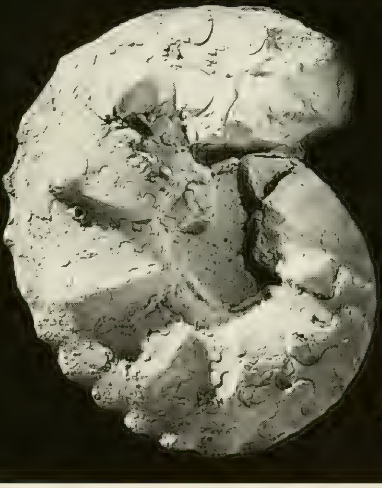
Material: Brit. Mus. natur. Hist.: C.12529 von Lagoubran (Toulon), C.31711, C.31712 und ? C.31713 von Toulon; Inst. Geol. Paläont. Tübingen: 1067/44 von Lagoubran (Toulon); Lab. Géol. Univ. Marseille: 1 Exemplar von Méounes-les-Montrieux und 5 von Lagoubran (Toulon), 2 von Toulon und 1 Exemplar von St. Jean-du-Var (ohne Nummern); Naturkundemuseum Berlin: C.1973.1–2 von Toulon.

Beschreibung. – Das Gehäuse ist mäßig evolut (Nabelweite bei adulten Exemplaren = 29–32 %). Der Enddurchmesser erreicht 11,5 cm, und die Alterslobendrängung tritt bei 7,5–8,5 cm Phragmokondurchmesser auf. Der Querschnitt der Innenwindungen ist bis etwa 5 cm Durchmesser hochtrapezoid. Er wird bei großen Exemplaren über 5 cm Durchmesser allmählich nahezu rund mit etwas größerer Höhe als Breite, und auf der Wohnkammer adulter Exemplare ist er rund. Die glatte Externseite ist anfangs schmal, flach und von den Flanken deutlich durch Marginalkanten abgetrennt. Ab etwa 5 cm Durchmesser wird die Externseite allmählich stark gewölbt, und die Marginalkanten verschwinden. Die Berippung ist anfangs dichotom, wobei die Lateralrippen in einem kräftigen Knoten oberhalb der Flankenmitte enden. Die Gabelrippen zwischen Lateralknoten und Marginalknoten sind nur andeutungsweise ausgebildet. Ab 5 cm Durchmesser verschwinden die Marginalknoten allmählich. Im Verlauf dieser Skulpturabschwächung verschieben sich die kräftigen Lateralknoten nach außen bis knapp an den Marginalrand, und die Lateralrippen sind dann bis zu den Knoten verlängert. Auf der Wohnkammer adulter Exemplare ist schließlich eine deutliche Abschwächung der Skulptur vorhanden.

Die Sutur ist ceratitisch mit drei deutlich ausgeprägten Auxiliarloben. Die Zackung des Laterallobus greift etwas auf die Sattelhälse über.

Beziehungen. – Von RIEDEL (1916) wurde *C. (Austroceratites) tornquisti* in die nächste Verwandtschaft vorliegender Art gestellt. Er unterscheidet sich durch einen





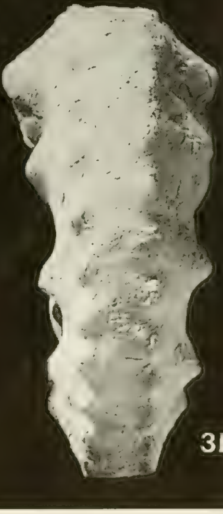


Abb. 2. *Ceratites (Austroceratites) toulonensis* RIEDEL. Muschelkalk, Lagoubran (Toulon). Lab. Géol. Univ. Marseille. Lateralansicht. – x1.

Abb. 3. *Ceratites (Austroceratites) toulonensis* RIEDEL. Muschelkalk, St. Jean-du-Var. Lab. Géol. Univ. Marseille. – 3a: Lateralansicht, 3b: Ventralansicht. – x1.

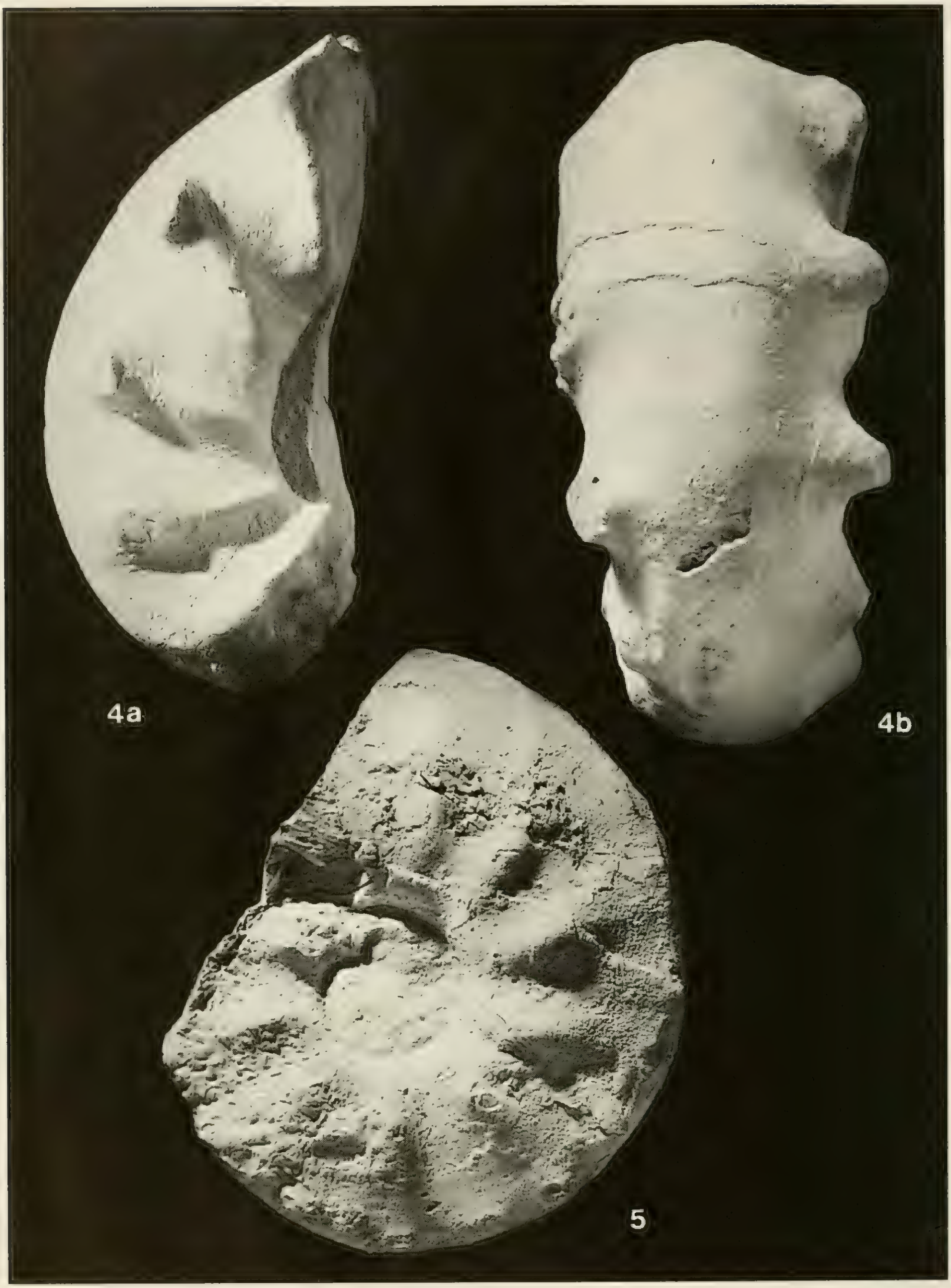


Abb. 4. *Ceratites (Austroceratites) toulonensis* RIEDEL. Muschelkalk, Lagoubran (Toulon). Lab. Géol. Univ. Marseille. – 4a: Lateralansicht, 4b: Ventralansicht. – x1.

Abb. 5. *Ceratites (Cycloceratites)* cf. *laevigatus* PHILIPPI. Muschelkalk, La Blanque bei Tourves. Lab. Géol. Univ. Marseille. Lateralansicht. – x1.

engeren Nabel und durch kleine, spitze Lateralknoten, die knapp über der Flankenmitte liegen.

Vorkommen: Unterladin (siehe S. 9). Nach WENGER (1957: 104) und THEOBALD (1952: 54) in den „oberen Terebratel-Mergeln" von Toulon und nach BROCARD (1991: 28) bei Méounes-les-Montrieux und Rougiers bei Tourves unmittelbar über den vulkanischen Lagen in der Einheit F.

„*Ceratites thuringiacus* RIEDEL"

v 1916 *Ceratites thuringiacus* n. sp. – RIEDEL, S. 221, Taf. 17, Fig. 3.
1957 *Ceratites (Austroceratites) thuringiacus* RIEDEL. – WENGER, S. 95.

Holotypus (durch Monotypie): Orig. RIEDEL 1916, Taf. 17, Fig. 3; Bayer. Staatsamml. Paläont. u. hist. Geol.: Nr. 1887 X 60.

Beschreibung. – Beim Holotypus und einzigen bekannten Exemplar von *C. thuringiacus* handelt es sich, wie am Original zu erkennen ist, um eine schräg dorsoventral verdrückte Wohnkammer eines kleinen, juvenilen spinosen Ceratiten, der nicht näher ansprechbar ist. Die Externseite ist im mittleren Wohnkammerbereich stark verdrückt, hier fehlt der Externrand mit den Marginaldornen, und die Lateralknoten sind zum Marginalrand hin verschoben. Besonders der letzte, dornförmig ausgezogene Lateralknoten vor der Mündung ist abgeknickt und zum Marginalrand hin verdrückt. Diese dem *C. (Austroceratites) toulonensis* ähnliche Berippung ist auf Verdrückung zurückzuführen.

Bemerkung. – Die Art wurde von RIEDEL (1916) in die nächste Verwandtschaft von *C. toulonensis* gestellt. Das vorliegende, jugendliche Exemplar ist so unvollständig und schlecht erhalten, daß die Art als nomen dubium betrachtet werden muß. Man kann jedoch erkennen, daß es sich um keinen Verwandten von *C. toulonensis* handelt, da die von RIEDEL (1916) genannten charakterisierenden Merkmale durch Verdrückung und Anlösung verursacht sind.

Untergattung *Cycloceratites* SCHRAMMEN 1928

Typusart (durch Monotypie): *Ceratites laevigatus* PHILIPPI.

Diagnose. – SCHRAMMEN (1928).

Bemerkungen. – *Ceratites laevigatus* wurde von WENGER (1957) zur Untergattung *Progonoceratites* und von URLICHS & MUNDLOS (1987) zur Untergattung *Doloceratites* gestellt. Es sind jedoch Gehäuseunterschiede zu *Doloceratites*-Arten aus der *pulcher*- und *robustus*-Zone vorhanden. So ist die Ventralseite bei *Cycloceratites* im Gegensatz zu *Doloceratites* deutlicher gewölbt und der Querschnitt hochoval und nicht hochtrapezförmig. Außerdem fehlen von der *compressus*- bis zur *postspinosus*-Zone Ceratiten, die im Adultstadium dichotome Berippung bis zur Wohnkammer aufweisen. Bei den bisher zu *Doloceratites* gestellten Ceratiten aus der *evolutus*-, *spinosus*- und *postspinosus*-Zone handelt es sich um Jugendexemplare ohne Alterslobendrängung. Deshalb werden *Doloceratites* und *Cycloceratites* nun als getrennte Untergattungen geführt.

Zugewiesene Arten:
Ceratites (Cycloceratites) laevigatus PHILIPPI
Ceratites (Cycloceratites) perkeo WENGER
Ceratites (Cycloceratites) possεckeri ROTHE
Ceratites (Cycloceratites) sublaevigatus WENGER

Ceratites (Cycloceratites) cf. *laevigatus* Philippi

Abb. 5

cf. 1901 *Ceratites laevigatus* n. sp. – Philippi, S. 408–409, Taf. 45, Fig. 1–2.
pars v 1934 *Ceratites evolutus*, Philippi. – Spath, S. 486.
pars v 1957 *C. (Progonoceratites) raricostatus* Riedel. – Wenger, S. 77–78, Taf. 19, Fig. 5; non Taf. 9, Fig. 7, 9.

Material: Inst. Geol. Paläont. Tübingen: 1067/43 von Lagoubran (Toulon); Lab. Géol. Univ. Marseille: 1 Exemplar von Lagoubran (Toulon), 2 Exemplare von La Blanque bei Tourves und 1 Exemplar von St. Jean-du-Var (ohne Nummern).

Beschreibung. – Das Gehäuse ist konvolut (Nabelweite bei 8,0 cm Durchmesser = 25 %) mit hochovalem Querschnitt. Die Berippung auf den Innenwindungen ist bis 6 cm Durchmesser deutlich dichotom. Am Umbilikalrand entspringen zugeschärfte Lateralwülste, die knapp unterhalb der Flankenmitte zu einem kleinen Knötchen anschwellen. Oberhalb der Flankenmitte gabeln die Rippen dichotom und werden rasch schwächer. Die Marginalknoten sind bis 6 cm Durchmesser deutlich ausgebildet. Ab dieser Größe sind sie und die Gabelrippen nur sehr schwach ausgeprägt. Sie verschwinden nach einer weiteren halben Windung völlig. Dann sind die Lateralrippen zum Marginalrand hin etwas verlängert, und die Rippen oberhalb der Knoten sind nur andeutungsweise vorhanden. Die Sutur ist bei vorliegenden Exemplaren nicht überliefert.

Bemerkungen. – Bei bei dem abgebildeten Exemplar ist die Skulptur relativ schwach wie bei manchen Exemplaren von *C. (Cycloc.) laevigatus* aus dem germanischen Bereich entwickelt. Bei diesem Exemplar ist eine ähnliche Skulpturreduktion im Verlauf der Ontogenie vorhanden wie beim Lectotypus (Orig. Philippi 1901, Taf. 45, Fig. 1) und anderen 8cm großen Exemplaren. Da die Sutur fehlt, kann nicht entschieden werden, ob es sich hierbei um ein adultes Exemplar ohne die äußeren Umgänge handelt. Da das übrige Material ebenfalls unvollständig und schlecht erhalten ist, kann die artliche Zugehörigkeit nicht eindeutig abgesichert werden. Deshalb wird es mit cf. bestimmt.

Beziehungen. – Eine ähnlich starke Reduktion der Skulptur ist in einem ontogenetisch frühen Stadium auch bei *C. (Opheoceratites) transgressor* vorhanden. Er ist jedoch deutlich weitnabeliger, der Querschnitt ist hochmündiger, und die Lateralwülste sind abgerundet. *C. (Cycloceratites) sublaevigatus* und *C. (Cycloc.) hercynus* haben eine ähnliche Gehäuseform, jedoch verstärkt sich bei ihnen im Verlauf der Ontogenie die Skulptur. Erst auf der Wohnkammer adulter Exemplare ist eine schwache Skulpturreduktion vorhanden.

Vorkommen: Obere Terebratel-Mergel (Unterladin, siehe S. 9).

3. Korrelation des Muschelkalks der Provence mit dem germanischen Becken

Bisher wurde der Ceratiten-führende Bereich des Muschelkalks der Provence für ein Äquivalent des oberen Tochitenkalks Süddeutschlands bzw. der unteren Ceratiten-Schichten Norddeutschlands gehalten, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht: Riedel (1916: 68) betrachtete *C. toulonensis* für verwandt mit *C. compressus.* Auch Wenger (1957: 89, 95) war ähnlicher Ansicht, denn er hielt die Ceratiten von Toulon für Verwandte von *C. (Acanthoceratites) compressus* oder *C. (A.) evolutus.* Außerdem bildete er ein Exemplar von Toulon als *Ceratites (Progonocera-*

tites) raricostatus ab, der im germanischen Muschelkalk in der oberen *robustus*-Zone auftritt. Damit wäre der Ceratiten-führende Bereich des Muschelkalks der Provence ein Äquivalent der *robustus*-, *compressus*- oder *evolutus*-Zone.

Wegen des Nachweises von *C. (Cycloceratites)* cf. *laevigatus* wird der Ceratiten-führende Bereich von Toulon nun mit der *enodis*-Zone (= Unterladin) korreliert.

Im germanischen Muschelkalk tauchen *C. (Cycloceratites) laevigatus* und *C. (Gymnoceratites) enodis* nach dem Verschwinden der großen spinosen Ceratiten und nach einer Lücke ohne Ceratiten unvermittelt auf (URLICHS & MUNDLOS 1990: 79). Die Entwicklung aus einer bis jetzt nicht näher bekannten *Ceratites*-Art ist vermutlich punktuell innerhalb des germanischen Beckens in einem heute abgetragenen oder von jüngeren Schichten überdeckten Reliktareal erfolgt (URLICHS & MUNDLOS 1990: 80). Zeitgleich mit der erneuten Ausbreitung der Ceratiten im gesamten germanischen Becken sind sie von dem vermutlichen Reliktareal aus in die Provence eingewandert. Dort entwickelten sie sich zu *Ceratites (Austroceratites) toulonensis* weiter.

Nach der bisherigen Gliederung ist die Grenze Anis/Ladin im unteren Bereich des Oberen Muschelkalks zu suchen. Die *robustus*-Zone ist nach KOZUR (1974, II: 30) oberanisisch. Nach Conodontenfunden (KOZUR 1974, II: 32) liegt diese Grenze im germanischen Becken an der Basis der *compressus*-Zone. Vor kurzem diskutierten BRACK & RIEBER (1993: 452) drei Vorschläge, die Grenze Anis/Ladin in den Südalpen zu fixieren, nämlich entweder an der Basis der Reitzi-, der Nevadites- (= Secedensis-Zone bei BRACK & RIEBER 1994: 30) oder der Curioni-Zone. Sie halten die Grenzziehung Anis/Ladin an der Basis der Curioni-Zone für die geeigneste Lösung. Andere Autoren (z.B. KOZUR 1995; MANFRIN & MIETTO 1995; VÖRÖS 1995) wollen diese Grenze tiefer, an die Basis der Secendensis- oder noch tiefer, an die Basis der Reitzi-Zone, legen. Da das von URLICHS (1978) beschriebene *Protrachyceras recubariense* aus der *spinosus*-Zone nach BRACK & RIEBER (1996: 47) am ehesten mit *Nevadites*, der leitenden Gattung der Nevadites-Zone (= Secedensis-Zone), verglichen werden kann, ist in der *spinosus*-Zone ein Äquivalent dieser Zone enthalten. Unabhängig von der Anis/Ladin-Grenzziehung sind *postspinosus*-, *enodis*- und jüngere Zonen unterladinisch. Das Unterladin reicht nach BRUGMAN et al. (1994: 417–418) aufgrund von Palynomorphenfunden bis in den Lettenkeuper.

Die stratigraphische Einstufung des Muschelkalks der Provence in das Unterladin wird durch Funde von *Germanonautilus bidorsatus* gestützt. Diese Art reicht im Oberen Muschelkalk des germanischen Beckens bis in die *postspinosus*-Zone. Ein Exemplar wurde in den unteren Terebratelmergeln von La-Seyne-sur-Mer 1985 auf einer Exkursion gefunden (Beleg im Naturkundemuseum Stuttgart). Beim ihm ist das Verhältnis von Breite zu Höhe mit 146 % hoch und entspricht damit den Verhältniswerten von Exemplaren aus der *evolutus*- bis *postspinosus*-Zone. Als weiterer Nautilide wurde *Germanonautilus suevicus*, der im germanischen Becken ab der *enodis*-Zone auftritt, bei Toulon unhorizontiert gefunden (MUNDLOS & URLICHS 1984: 21). Der Nachweis von *G. bidorsatus* und *G. suevicus* in der Provence deutet darauf hin, daß der Übergang zwischen diesen beiden Arten auch dort vorhanden ist. Im germanischen Becken wurde eine unmittelbare Aufeinanderfolge der beiden Arten von der *postspinosus*- zur *enodis*-Zone festgestellt (MUNDLOS & URLICHS 1984). Danach scheinen in der Provence Äquivalente zumindest der *postspinosus*- und *enodis*-Zone vorhanden zu sein. Diese beiden Zonen wurden von KOZUR (1980, Tab. 7) aufgrund von Conodonten-Funden ins Unterladin eingestuft.

Dagegen stuften Brocard & Philip (1989b: 29) und Brocard (1991: 27, 29) den Muschelkalk der Provence aufgrund von Conodonten- sowie Pollen- und Sporen-Funden in das Oberladin nahe an der Grenze zum Karn ein. Die ersten Conodonten aus der Provence, und zwar *Gladigondolella* [= *Budurovignathus*] *truempyi*, beschrieb Hirsch (1971) aus der Formation II von Caron (1967) (= Terebratel-Mergel). Er stufte die Fundschichten in die Curioni- bis Archelaus-Zone (Unter- bis Oberladin) ein. Kurz darauf stellte er (Hirsch 1972: 820–821) die Conodontenassoziation mit *G. truempyi* ohne nähere Begründung ins Oberladin. Nach Kozur (1980: 144, Tab. 5) ist die *truempyi*-Zone jedoch ein Äquivalent der Curioni-Zone, also Unterladin. Die Index-Art *Budurovignathus truempyi* kommt häufig in der *truempyi*-Zone in der westmediterran-arabischen Faunenprovinz (= sephardische Provinz bei Hirsch 1972) vor (Kozur 1980: 130, 144, Tab. 5). Außerdem tritt sie in der Curioni-Zone (Unterladin) der Südalpen (Kozur 1980, Tab. 1; 1995: 42; Nicora & Brack 1995, Abb. 1) und ganz vereinzelt auch in der Conodonten-Zone 4 (= *Gondolella haslachensis* Assemblage-Zone) des germanischen Beckens auf (Kozur 1980: 130, Tab. 7). Letztere Assemblage-Zone entspricht ungefähr der *postspinosus*- und *enodis*-Zone. Die von Kozur (1980) geänderte Einstufung der *truempyi*-Zone in das Unterladin steht also im Einklang mit der hier vorgestellten Korrelation des Muschelkalks der Provence mit dem germanischen Muschelkalk aufgrund von Ceratiten.

Die von Brocard & Philip (1989b: 29) und Brocard (1991: 27, 29) als leitend für Oberladin aufgeführten Sporen *Triadispora* sp. und *Camerosporites secatus* sind nach Van der Eem (1983, Tab. 13) Durchläufer vom Unterladin bis ins höhere Unterkarn (= Jul). Nach Visscher & Krystyn (1978: 99) und Visscher & Brugman (1981: 115) reichen sie sogar noch ins Tuval (Oberkarn). Auch der von Brocard & Philip (1989b: 29) aufgeführte *Ovalipollis ovalis*, der ein Synonym von *O. pseudoalatus* ist (mündl. Mitt. Dr. C. Heunisch), setzt nach Van der Eem (1983, Tab. 13) ebenfalls im Unterladin ein und reicht bis ins höhere Unterkarn (= Jul). Die angeführten Sporen und Pollen scheiden also für eine genaue Korrelation aus. Damit bestehen keine biostratigraphischen Einwände gegen die Einstufung der oberen Terebratel-Mergel (oberer Teil der Formation II bei Caron 1967; Einheit F bei Brocard & Philip 1989b, Abb. 3) aufgrund von Ceratiten- und Conodonten-Funden in das Unterladin.

Die Exemplare von *Coenothyris vulgaris* aus den Terebratel-Mergeln der Provence sind auffallend groß. Ob es sich bei der kleinen *Coenothyris cycloides* aus der nun als zeitgleich betrachteten Cycloidesbank gamma des germanischen Muschelkalks um eine gesonderte Art oder um zwergwüchsige Vertreter von *Coenothyris vulgaris* handelt, muß untersucht werden.

4. Literatur

Benecke, E. W. (1895): Bemerkungen über Gliederung der oberen alpinen Trias und über alpinen und ausseralpinen Muschelkalk. – Ber. naturforsch. Ges. Freiburg, **9**: 221–244; Freiburg.

Brack, P. & Rieber, H. (1993): Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary: New biostratigraphic data and correlations of boundary sections from the Southern Alps. – Eclogae geologicae Hevletiae, **86**: 415–527, 14 Taf., 17 Abb.; Basel.

– & – (1994): The Anisian/Ladinian boundary: Retrospective and new constraints. – Albertiana, **13**: 25–36, 1 Abb.; Utrecht.

– & – (1996): The new "high resolution Middle Triassic ammonoid standard scale" proposed by Triassic researchers from Padova – a discussion of the Anisian/Ladinian boundary interval. – Albertiana, **17**: 42–50; Utrecht.

Brocard, C. (1991): La plate-forme Provençale au Trias Moyen. Un modèle de rampe carbonate en milieu restreint – dynamique des paléoenvironnements – evolution diagénétique. – Thèse présentée à l'Université de Provence. 282 S., 24 + 13 Taf., 39 Abb.; Marseille.

Brocard, C. & Philip, J. (1989): Les bioconstructions à *Placunopsis ostracina* v. Schlotheim dans le Ladinien supérieur de Provence (SE de la France). – Bull. Soc. géol. France, Ser. 8, **5**: 1201–1206, 1 Taf., 3 Abb.; Paris. – [1989a]

– & – (1989): Précisions stratigraphiques sur le Trias de la Provence orientale. Conséquences structurales et paléogéographiques. – Géol. France, **1989/3**: 27–31, 1 Taf., 3 Abb.; Orleans. – [1989b]

Brugman, W. A., van Bergen, P. F. & Kerp, J. H. F. (1994): A quantitative approach to Triassic palynology: the Lettenkeuper of the Germanic Basin as an example. – *In*: Traverse, A. (Hrsg.): Sedimentation of organic particles. S. 409–429, 7 Abb.; Cambridge (Cambridge University Press).

Caron, J. P. H. (1965): Le Muschelkalk du Mont Faron près Toulon (Var). – Ann. Fac. Sci. Marseille, Sci. Terre, **37**: 39–55, 3 Taf.; Marseille.

– (1967): Etude stratigraphique du Muschelkalk supérieur. Calcaire et dolomitique de Basse-Provence occidentale entre Bandol et Hyères (Var). – Bull. Soc. géol. France, Ser. 7, **9**: 670–677, 2 Abb.; Paris.

Glintzboeckel, C. (1984): Provence et chaînes subalpines méridionales. – *In*: Courel, L. et al.: Trias. – Mém. BRGM., **125**: 99–100; Orleans.

Haug, E. (1925): Les nappes de charriage de la Basse-Provence. Première partie – La région Toulonnaise. – Mém. explication Carte géol. détaillée France. 304 S., 4 Taf., 2 Karten; Paris.

Hirsch, F. (1971): Conodontes nouvelles du Trias méditerranéen. – C. r. Séances Soc. Phys. Hist. natur. Genève, N.S., **6/1**: 65–69, 1 Taf., 1 Abb.; Genève.

– (1972): Middle Triassic conodonts from Israel, Southern France and Spain. – Mitt. Ges. Geol. u. Bergbaustud., **21**: 811–827, 2 Taf.; Innsbruck.

Kilian, W. (1922): Sur la présence d'Algues calcaires (Diploporidés) dans le Muschelkalk des environs d'Hyères (Var). – C. r. somm. séance Soc. géol. France, **1922**: 45; Paris.

Kozur, H. (1974): Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. – Freiberger Forschungsh., C, **280**, Teil I: 1–56, Teil II: 1–70, 12 Tab.; Leipzig.

– (1980): Revision der Conodotenzonierung der Mittel- und Obertrias des tethyalen Faunenreichs. – Geol. paläont. Mitt. Innsbruck, **10/3–4**: 79–172, 8 Tab.; Innsbruck.

– (1995): Remarks on the Anisian-Ladinian boundary. – Albertiana, **15**: 36–44; Utrecht.

Manfrin, S. & Mietto, P. (1995): The Anisian/Ladinian boundary: a contribution. – Albertiana, **15**: 26–36, 1 Abb.; Utrecht.

Müller, A. H. (1969): Ein Ceratit (*Ceratites* cf. *schmidi*, Ammonoidea) aus dem Unterkeuper (Grenzdolomit) des Germanischen Beckens. – Monatsber. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, **11/2**: 122–132, 2 Taf., 6 Abb.; Berlin.

– (1973): Über Ammonoidea (Cephalopoda) aus der Grenzdolomitregion des germanischen Unterkeupers. – Z. geol. Wiss., **1**: 935–945, 1 Taf., 9 Abb.; Berlin.

Mundlos, R. & Urlichs, M. (1984): Revision von *Germanonautilus* aus dem germanischen Muschelkalk (Oberanis – Ladin). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **99**: 43 S., 5 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

Nicora, A. & Brack, P. (1995): The Anisian/Ladinian boundary interval at Bagolino (Southern Alps, Italy): II. The distribution of conodonts. – Albertiana, **15**: 57–65, 1 Abb., 2 Tab.; Utrecht.

Philippi, E. (1901): Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. – Palaeont. Abh., N.F. **4**: 347–457, Taf. 34–54, 14 Abb.; Jena.

Riedel, A. (1916): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks. – Jb. kgl. Preuss. geol. Landesanst. Berlin, **37**, Teil 1, Heft 1: 1–116, Taf. 1–18, 5 Abb.; Berlin.

SCHRAMMEN, A. (1928): Die Lösung des Ceratitenproblems. – Z. Deutsch. geol. Ges., **80**: 26–42; Berlin.

SPATH, L. F. (1934): Catalogue of fossil cephalopoda in the British Museum (Natural History). Part IV: The ammonoidea of the Trias. XVI + 521 S., 18 Taf.; London (British Museum, Natural History).

THEOBALD, N. (1952): Stratigraphie du Trias moyen dans le Sud-Ouest de l'Allemagne et le Nord-Est de la France. – Publ. Univ. de la Sarre. 64 S., 2 Taf., 14 Abb.; Saarbrücken.

URLICHS, M. (1978): Über zwei alpine Ammoniten aus dem Oberen Muschelkalk SW-Deutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **39**: 13 S., 1 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1987): Revision der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 (Ammonoidea, Mitteltrias). I. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **128**, 1–36, 16 Ab.; Stuttgart.

– & – (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **145**: 59–74, 3 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

VAN DER EEM, J. G. L. A. (1983): Aspects of Middle and Late Triassic palynology. 6. Palynological investigations in the Ladinian and Lower Karnian of the Western Dolomites, Italy. – Rev. Palaeobot. Palynol., **39**: 189–300, 30 Taf., 13 Abb.; Amsterdam.

VISSCHER, H. & KRYSTYN, L. (1978): Aspects of Late Triassic palynology. 4. A palynological assemblage from ammonoid-controlled Late Karnian (Tuvalian) sediments of Sicily. – Rev. Palaeobot. Palynol., **26**: 93–112, 5 Taf., 4 Abb.; Amsterdam.

VISSCHER, H. & BRUGMAN, W. A. (1981): Ranges of selected palynomorphs in the Alpine Triassic of Europe. – Rev. Palaeobot. Palynol., **34**: 115–128, 1 Taf., 5 Tab.; Amsterdam.

VÖRÖS, A. (1995): The Anisian/Ladinian boundary: voting or consent? – Albertiana, **15**: 71–74; Utrecht.

WAGNER, G. (1956): Muschelkalkmeer und Tethys. – Jber. u. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **38**: 77–81, 1 Abb.; Stuttgart.

WENGER, R. (1957): Die germanischen Ceratiten. – Palaeontographica, A, **108**: 57–129, Taf. 8–20, 44 Abb., 17 Tab.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Max Urlichs, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 253	8 S., 3 Abb.	Stuttgart, 20. 11. 1997

Erstnachweis von *Flexoptychites* (Ammonoidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs

First record of *Flexoptychites* (Ammonoidea) from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic) of Northern Württemberg

Von Max Urlichs, Stuttgart, und Walter Kurzweil, Wiesloch

Mit 3 Abbildungen

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Summary

Flexoptychites angustoumbilicatus is described for the first time from the *spinosus* Zone of Gundelsheim/Northern Württemberg. In the Alps the genus *Flexoptychites* has a range as far as the top of the Nevadites-(= Secedensis)-Zone. At the top of this standard zone the Anisian/Ladinian boundary should be fixed according to the proposal of Brack & Rieber (1993) und Brack et al. (1995).

Zusammenfassung

Aus der *spinosus*-Zone von Gundelsheim/Nordwürttemberg wird erstmals *Flexoptychites angustoumbilicatus* beschrieben. Die Gattung *Flexoptychites* reicht in der alpinen Mitteltrias bis an die Obergrenze der Nevadites-(= Secedensis)-Zone. Damit kann die *spinosus*-Zone nicht jünger als die Secedensis-Zone sein. An der Obergrenze dieser Standardzone soll die Anis/Ladin-Grenze nach Brack & Rieber (1993) und Brack et al. (1995) fixiert werden.

1. Einleitung

Alpine Cephalopoden sind aus dem germanischen Oberen Muschelkalk als seltene Einzelfunde bekannt. Sie wurden allesamt in Nordwürttemberg nachgewiesen (Urlichs & Mundlos 1985). Folgende Gattungen sind aus verschiedenen Niveaus des Oberen Muschelkalks bekannt:

- Der von Hohenstein (1913) abgebildete, nicht näher bestimmbare *Arcestes* stammt aus der untersten Bank des Oberen Muschelkalks, der Hornsteinbank.

– Die von URLICHS (1978) beschriebene *Parasturia* cf. *emmrichi* ist unhorizontiert in den unteren Nodosusschichten gefunden worden. Aufgrund der auf dem Handstück befindlichen Muschelfauna stammt dieser Fund vermutlich aus den Haßmersheimer Mergeln (*atavus*-Zone). Die Sutur von vorliegendem Stück ist komplizierter als bei *Parasturia*. Dieses Exemplar hat sich als *Flexoptychites* sp. erwiesen (siehe S. 4).

– Das von URLICHS (1978) beschriebene *Protrachyceras recubariense* stammt aus der *spinosus*-Zone (aus dem Tonhorizont beta 1 = „Zone mit *Pecten subtilis*“ bei VOLLRATH 1955: 204). Es ist von BRACK & RIEBER (1996: 47) mit *Nevadites* verglichen worden. Dieses Exemplar ist ein plastisch erheblich verformter Steinkern ohne Deformationsbrüche, dessen Querschnitt lateral stark zusammengepreßt ist. Deshalb ist eine artliche Bestimmmung schwierig. Auch die Ceratiten aus der Fundschicht sind stark verdrückt. Sie weisen nur etwa 50 % der ursprünglichen Windungsbreite auf.

– Ein *Michelinoceras campanile* (Nautiloidea) stammt aufgrund der Begleitfauna vermutlich aus der *nodosus*-Zone (URLICHS & SCHRÖDER 1980).

Damit konnten während der gesamten Ablagerungszeit des Oberen Muschelkalks aus der Tethys immer wieder Cephalopoden in das germanische Becken gelangen. Ihre enorme Seltenheit ist ein Hinweis, daß diese Irrgäste das germanische Becken nicht dauerhaft besiedeln konnten. Vermutlich sind sie als leere Gehäuse dorthin verdriftet worden. Hierfür spricht die Konzentration aller Funde auf Nordwürttemberg, das dem mutmaßlichen Driftweg über die Burgundische Pforte am nächsten liegt. Nun kommt *Flexoptychites angustoumbilicatus* aus der *spinosus*-Zone von Gundelsheim hinzu (Abb. 1).

Als weiteres exotisches Faunenelement wurde ein „kleiner knotiger Ceratit mit durchgehender Vertiefung auf der Außenseite“ von BÖTTCHER (1938: 105, Taf. 2, Fig. 2) und das gleiche Exemplar als „kleiner Ammonit ohne Skulptur“ von MÜLLER (1973: 938, Abb. 4) abgebildet und beschrieben. Das Original ist nicht auffindbar (MÜLLER 1973: 938). Nach den Abbildungen ist es ein *Ceratites (Discoceratites)* mit schwachen Kielen und schmaler Ventralseite. Derartige Kiele treten bei Jugendexemplaren von *C. (Di.) dorsoplanus* und *C. (Di.) weyeri* auf. Deswegen handelt es sich hier um keinen Einwanderer aus der Tethys.

Dank

Für die Präparation und die Aufnahmen des vorliegenden Fundes danken wir A. Lehmkuhl (Stuttgart) bzw. Frau R. Harling (Stuttgart), sowie für Diskussionen und Hinweise Dr. P. Brack und Prof. Dr. H. Rieber (Zürich).

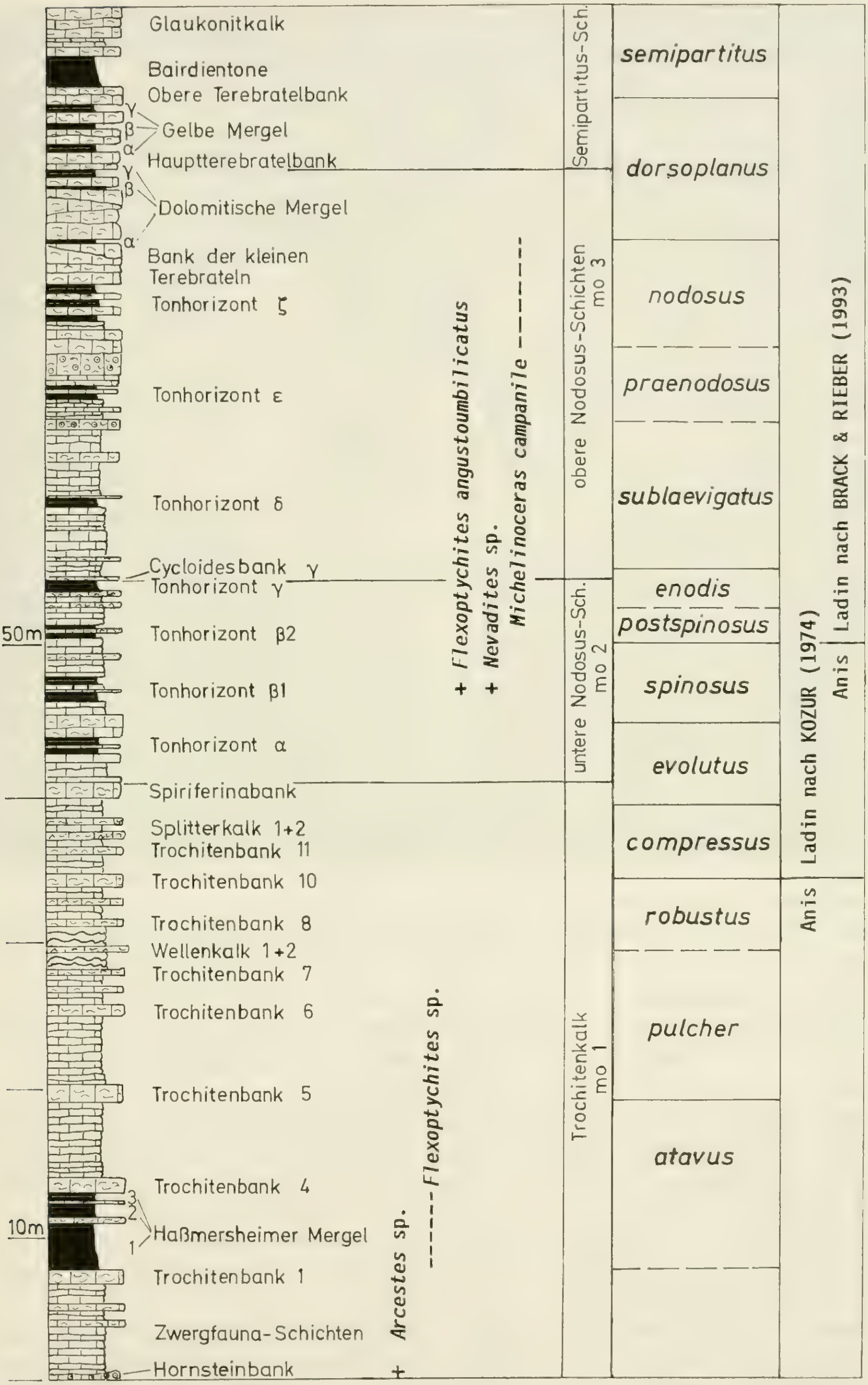

Glaukonitkalk
Bairdientone
Obere Terebratelbank
γ
β
Gelbe Mergel
α
Haupterebratelbank
γ
β
Dolomitische Mergel
α
Bank der kleinen Terebrateln
Tonhorizont ζ
Tonhorizont ε
Tonhorizont δ
Cycloidesbank γ
Tonhorizont γ
50m
Tonhorizont β2
Tonhorizont β1
Tonhorizont α
Spiriferinabank
Splitterkalk 1+2
Trochitenbank 11
Trochitenbank 10
Trochitenbank 8
Wellenkalk 1+2
Trochitenbank 7
Trochitenbank 6
Trochitenbank 5
Trochitenbank 4
3
2
1
10m
Haßmersheimer Mergel
Trochitenbank 1
Zwergfauna-Schichten
Hornsteinbank
+ Flexoptychites angustoumbilicatus
+ Nevadites sp.
Michelinoceras campanile
Flexoptychites sp.
Arcestes sp. +
Semipartitus-Sch.
obere Nodosus-Schichten mo 3
untere Nodosus-Sch. mo 2
Trochitenkalk mo 1
semipartitus
dorsoplanus
nodosus
praenodosus
sublaevigatus
enodis
postspinosus
spinosus
evolutus
compressus
robustus
pulcher
atavus
Anis
Ladin nach KOZUR (1974)
Anis
Ladin nach BRACK & RIEBER (1993)

Abb. 1. Vorkommen von alpinen Cephalopoden im germanischen Oberen Muschelkalk (nach Urlichs 1993, verändert).

2. Beschreibung

Gattung *Flexoptychites* SPATH 1951

Flexoptychites angustoumbilicatus (BÖCKH)

Abb. 2–3

Synonymie: Siehe DIENER (1915: 238) und KUTASSY (1932: 632).

Fundstelle. – Steinbruch K. MAJER in Gundelsheim (Bl. 6720 Bad Rappenau: R 35 11900, H 54 62000). Der Obere Muschelkalk ist dort ab der Trochitenbank 4 gut aufgeschlossen. Die biostratigraphische Gliederung des mittleren Teils des Oberen Muschelkalks ist von WENGER (1957, Abb. 5) und URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 2) veröffentlicht worden.

Fundumstände. – Der vorliegende *Flexoptychites angustoumbilicatus* wurde von W. KURZWEIL im Steinbruch K. MAJER unter einer etwa 3 m hohen Steinbruchwand im Sommer 1996 gefunden. An der Fundstelle waren damals der Mergel und die darunterliegende Geodenlage des oberen Tonhorizont beta 1 gerade frisch abgeräumt und teilweise zur Seite geschoben worden. Unmittelbar nach den Baggerarbeiten hat W. KURZWEIL am gleichen Tag aus diesem Aushub eine Geode mit vorliegendem Exemplar ausgegraben. Da der *Flexoptychites* aus Material stammt, unter dem sich keine Fremdkomponenten befanden, ist auszuschließen, daß er mit Schutt fremder Herkunft aufgefüllt oder von einem anderen Sammler an der Fundstelle deponiert worden ist. Außerdem stimmte die Fazies des ehemals anhaftenden Nebengesteins mit derjenigen des Muschelkalks an der Fundstelle überein. Unmittelbar an der Fundstelle wurde aus dem Anstehenden *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* und *C. (A.) spinosus capricornu* geborgen.

Beschreibung. – Der 6,5 cm große Steinkern eines Phragmokons ist sehr engnabelig (NW = 7,4–7,7 %) und hat einen spitzbogenförmigen, schmalen Querschnitt mit flach gewölbten, konvergierenden Flanken und zugeschärfter Ventralseite (Q = 51,2–51,3 %). Auf der Flanke befinden sich 10 schmale, deutlich ausgeprägte Sichelrippen und dazwischen jeweils zwei schwache Schaltrippen. Die Stiele der Rippen verlaufen von der Nabelkante radial bis über die Flankenmitte, ab dann sind sie kräftig ausgebildet, knicken nach hinten ab und biegen sichelförmig zur Externseite in immer stärker gerundetem Bogen nach vorne, bis sie knapp vor der Externseite erlöschen. In Nabelnähe sind die Rippen sehr schwach, oberhalb der Flankenmitte hingegen kräftig und deutlich zugeschärft ausgebildet. Die Externsutur ist von der Ventralseite bis knapp an den Nabelrand erhalten. Sie ist ammonitisch mit stark zerschlitztem Extern- und Lateralsattel sowie mit mindestens 5 Auxiliarloben. Der Externsattel ist an den Sattelhälsen stark eingeschnürt.

Beziehungen. – Am nächsten mit vorliegender Art verwandt ist *Flexoptychites acutus*. Er hat im Vergleich mit *Fl. angustoumbilicatus* 10–12 ähnlich kräftig ausgebildete Sichelrippen, die jedoch breiter sind. Vor allem fehlen die Schaltrippen. Außerdem konververgieren die stärker gewölbten Flanken nicht so deutlich, und die Sutur ist schwächer zerschlitzt. Ferner hat *Flexoptychites acutus* nach Messungen an Exemplaren aus dem Oberanis der Schreyeralm eine etwas größere Nabelweite (NW = 11,0–14,5 %).

Bemerkung. – Bereits HAUER (1888: 44–45) wies auf die enge Verwandtschaft von „*Ptychites*“ *acutus* und „*Pt.*“ *studeri* hin und zweifelte die Selbständigkeit von „*Ptychites*“ *flexuosus* an. Ob verschiedene *Flexoptychites*-Arten zusammengefaßt werden müssen, ist im Rahmen vorliegender Arbeit jedoch nicht zu klären. Eine enorme Variationsbreite ist auch bei anderen mitteltriassischen Gattungen, z. B. bei

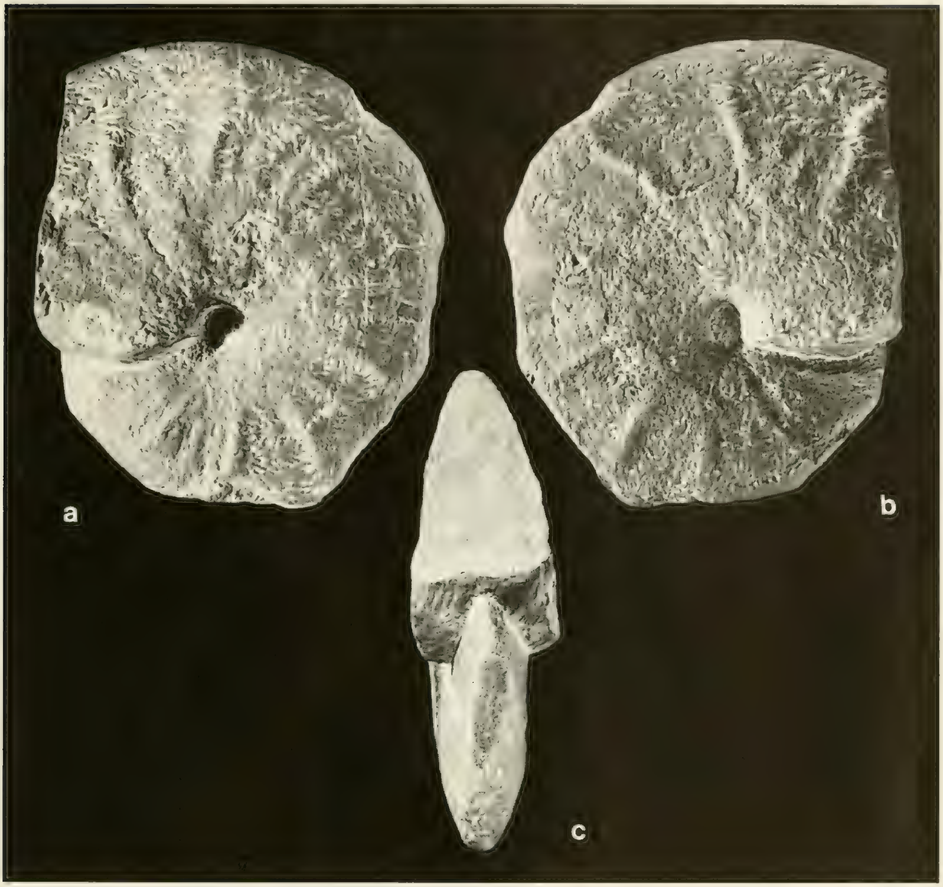


Abb. 2. *Flexoptychites angustoumbilicatus* (Böckh). Oberer Muschelkalk, *spinosus*-Zone; Stbr. K. Majer, Gundelsheim. SMNS 25659. – a-b: Lateralansichten, c: Frontalansicht. – x1.

Aristoptychites von Weitschat & Lehmann (1983) und bei *Czekanowskites* von Dagys & Weitschat (1993), festgestellt worden.

Vorkommen in der Tethys: Böckh (1873: 162) beschrieb vorliegende Art aus Kalk mit „*Cer. reitzi*" (= Reitzi-Zone) des Balatongebietes. Nach Brack & Rieber (1993, Abb. 13) reichen die Ptychitidae und damit die Gattung *Flexoptychites* im Anis/Ladin-Grenzbereich bis an die Obergrenze der Nevadites-(=Secedensis)-Zone.

Flexoptychites sp.

1978 *Parasturia* cf. *emmrichi* (Mojsisovics). – Urlichs, S. 7–9, Taf. 1, Fig. 2, Abb. 2.

Fundschicht. – Das vorliegende Stück stammt nach dem handschriftlichen Etikett des Finders, K. Frentzen, aus den unteren Nodosusschichten von Schöntal/Jagst. Diese Zuordnung ist allerdings fraglich. Die unteren Nodosusschichten umfassen in Baden-Württemberg die Schichten zwischen Spiriferinabank und Cycloidesbank gamma. Zusammen mit dem *Flexoptychites* ist auf dem Handstück eine

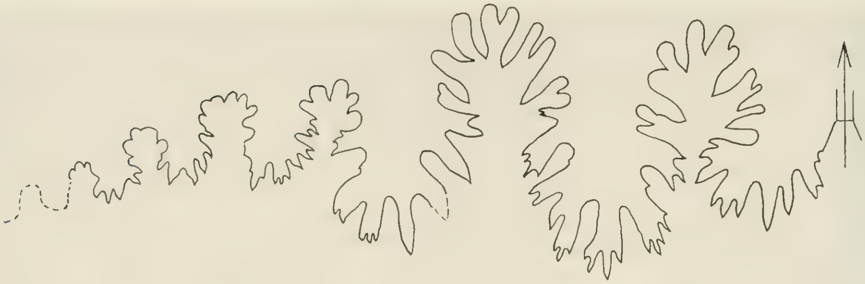


Abb. 3. Externsutur von *Flexoptychites angustoumbilicatus* (Böckh) bei Wh 3,5cm; Laterallobus und angrenzende Sättel nach vorhergehender Sutur ergänzt. Oberer Muschelkalk, *spinosus*-Zone; Stbr. K. Majer, Gundelsheim. SMNS 25659.

Muschelassoziation vor allem aus *Hoernesia socialis* sowie aus Einzelexemplaren von *Myophoria vulgaris*, *Bakevellia subcostata* und *Leptochondria albertii* vorhanden. In der Zusammensetzung und Erhaltung ist diese Fauna typisch für die Haßmersheimer Mergel (*atavus*-Zone), die bei Schöntal aufgeschlossen sind. Deshalb stammt der *Flexoptychites* vermutlich aus der *atavus*-Zone.

Beschreibung. – Siehe Urlichs (1978).

Bemerkung. – *Parasturia* hat im Gegensatz zu *Flexoptychites* eine Sutur mit schwach gekerbten Sätteln. Das vorliegende Stück hat eine Sutur (siehe Urlichs 1978, Abb. 2) mit kräftiger gekerbten Sätteln ähnlich wie *Fl. acutus*.

Wegen der unvollständigen Erhaltung ist jedoch eine artliche Bestimmung unmöglich. Querschnitt, Berippung und vor allem die Sutur deuten daraufhin, daß es sich um *Flexoptychites* handelt.

3. Zur Anis/Ladin-Grenze im germanischen Becken

Von früheren Autoren wurde die *robustus*-Zone in das Oberanis eingestuft. Nach Untersuchungen von Kozur (1974, II: 32) liegt die Anis/Ladin-Grenze aufgrund von Conodontenfunden an der Basis der *compressus*-Zone. Vor kurzem diskutierten Brack & Rieber (1993: 452) drei Vorschläge, diese Grenze in den Südalpen zu fixieren, nämlich entweder an der Basis der Reitzi-, der Nevadites-(= Secedensis-Zone bei Brack & Rieber 1994: 30) oder der Curioni-Zone. Sie halten die Grenzziehung Anis/Ladin an der Basis der Curioni-Zone für die geeignetste Lösung. Andere Autoren (z.B. Kozur 1995; Manfrin & Mietto 1995; Vörös 1995) wollen diese Grenze tiefer, an die Basis der Secedensis – oder noch tiefer, an die Basis der Reitzi-Zone, legen.

Das von Urlichs (1978) aus der *spinosus*-Zone beschriebene *Protrachyceras recubariense* wurde neuerdings von Brack & Rieber (1996: 47) mit *Nevadites*, der Index-Gattung der Nevadites-Zone (= Secedensis-Zone bei Brack & Rieber 1994: 30; Brack et al. 1995, Abb. 2), verglichen. Damit ist die *spinosus*-Zone mindestens teilweise ein zeitliches Äquivalent der Secedensis-Zone, und die Anis/Ladin-Grenze im Sinne von Brack & Rieber (1993; 1994) liegt im germanischen Becken im Bereich der *spinosus*-Zone oder etwas höher. Sie bleibt jedoch vorerst unsicher, da sie einerseits in der Tethys noch nicht definiert ist, und andererseits unbekannt ist, ob die

Grenze Secedensis/Curioni-Zone mit der Obergrenze der *spinosus*-Zone zusammenfällt.

Die Ptychitidae, und damit *Flexoptychites*, reichen nach BRACK & RIEBER (1993, Abb. 13) bis an die Obergrenze der Nevadites-(=Secedensis)-Zone. Der Neufund von *Flexoptychites angustoumbilicatus* aus Gundelsheim ist damit ein Hinweis, daß die *spinosus*-Zone nicht jünger sein kann.

4. Literatur

BÖCKH, J. (1873): Die geologischen Verhältnisse des südlichen Teiles des Bakony. – Mitt. Jb. kgl. Ungar. geol. Anst., **2**: 27–180; Budapest. – [Deutsche Übersetzung von BÖCKH 1872]

BÖTTCHER, J. (1938): Versteinerungen des Oberen Muschelkalks bei Ohrdruf als aufschlußreiche Dokumente für die Geschichte des deutschen Muschelkalkmeeres. – Beitr. Geol. Thüringen, **5**: 99–105, 2 Taf.; Jena.

BRACK, P. & RIEBER, H. (1993): Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary: New biostratigraphic data and correlations of boundary sections from the Southern Alps. – Eclogae geologicae Helvetiae, **86**: 415–527, 14 Taf., 17 Abb.; Basel.

– & – (1994): The Anisian/Ladinian boundary: Retrospective and new constraints. – Albertiana, **13**: 25–36, 1 Abb.; Utrecht.

– & – (1996): The new "high resolution Middle Triassic ammonoid standard scale" proposed by Triassic researchers from Padova – a discussion of the Anisian/Ladinian boundary interval. – Albertiana, **17**: 42–50; Utrecht.

BRACK, P., RIEBER, H. & MUNDIL, R. (1995): The Anisian/Ladinian boundary interval at Bagolino (Southern Alps, Italy): I. Summary and new results on ammonoid horizons and radiometric age dating. – Albertiana, **15**; 45–56; Utrecht.

DAGYS, A. S. & WEITSCHAT, W. (1993): Extensive intraspecific variation in a Triassic ammonoid from Siberia. – Lethaia, **26**: 113–121, 11 Abb.; Oslo.

DIENER, C. (1915): Cephalopoda triadica. – Fossilium Catalogus. 1. Animalia, pars 8: 1–369; Berlin (Junk).

HAUER, F. v. (1888): Die Cephalopoden des bosnischen Muschelkalks von Han Bulog bei Sarajevo. – Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., **54**: 1–50, Taf. 1–8; Wien.

HOHENSTEIN, V. (1913): Beiträge zur Kenntnis des Mittleren Muschelkalks und des unteren Trochitenkalks am östlichen Schwarzwaldrand. – Geol. paläont. Abh., (**16**), N.F., **12**: 175–272, Taf. 12–19, 12 Abb.; Jena.

KOZUR, H. (1974): Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. – Freiberger Forschungsh., C, **280**, Teil I: 1–56, Teil II: 1–70, 12 Tab.; Leipzig.

– (1995): Remarks on the Anisian-Ladinian boundary. – Albertiana, **15**: 36–44; Utrecht.

KUTASSY, A. (1932): Cephalopoda triadica II. Fossilium Catalogus. 1. Animalia, pars 56: 371–832; Berlin (Junk).

MANFRIN, S. & MIETTO, P. (1995): The Anisian/Ladinian boundary: a contribution. – Albertiana, **15**: 26–36, 1 Abb.; Utrecht.

MÜLLER, A. H. (1973): Über Ammonoidea (Cephalopoda) aus der Grenzdolomitregion des germanischen Unterkeupers. – Z. geol. Wiss., **1**: 935–945, 1 Taf., 9 Abb.; Berlin.

SHEVYREV, A. A. (1995): Triassic ammonites of northwestern Caucasus. – Trudy Paleontol. Instituta, **264**: 1–274, 24 Taf., 83 Abb.; Moskau (NAUK). – [Russisch]

URLICHS, M. (1978): Über zwei alpine Ammoniten aus dem Oberen Muschelkalk SW-Deutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **39**: 13 S., 1 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

– (1993): Zur Gliederung des Oberen Muschelkalks in Baden-Württemberg mit Ceratiten. – *In*: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium. – Sonderbd. Ges. Naturk. Württemberg, **2**: 153–156, 1 Abb.; Stuttgart & Korb (Goldschneck).

URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1985): Immigration of cephalopods into the Germanic Muschelkalk Basin and its influence on their suture line. – Lecture Notes Earth Sci., **1**: 221–236, 8 Abb.; Heidelberg & Berlin (Springer).

– & – (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **145**: 59–74, 3 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

Urlichs, M. & Schröder, W. (1980): Erstfund eines Orthoceratiden (*Michelinoceras campanile*) im germanischen Muschelkalk. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **59**, 7 S., 1 Taf., 3 Abb.; Stuttgart.

Vörös, A. (1995): The Anisian/Ladinian boundary: voting or consent? – Albertiana, **15**: 71–74; Utrecht.

Vollrath, A. (1955): Stratigraphie des Oberen Hauptmuschelkalkes (Schichten zwischen Cycloides-Bank γ und Spiriferina-Bank) in Baden-Württemberg. – Jh. geol Landesamt Baden-Württemberg, **1**: 190–216, Abb. 20–24; Freiburg.

Weitschat W. & Lehmann, U. (1983): Stratigraphy and ammonoids from the Middle Triassic Botneheia Formation (*Daonella* Shales) of Spitzbergen. – Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg, **54**: 27–54, 6 Taf., 2 Tab., 9 Abb.; Hamburg.

Wenger, R. (1957): Die germanischen Ceratiten. – Palaeontographica, A, **108**: 57–129, Taf. 8–20, 44 Abb., 17 Tab.; Stuttgart.

Anschriften der Verfasser:
Dr. Max Urlichs, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
Walter Kurzweil, Barlachstraße 4, D-69168 Wiesloch.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 254	11 S., 5 Abb.	Stuttgart, 31. 12. 1997

Ein fossiler Hundertfüßler (Chilopoda, Geophilida) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland)

A fossil centipede (Chilopoda, Geophilida) from the Lithographic Limestone of Nusplingen (Upper Jurassic, SW Germany)

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Von Günter Schweigert und Gerd Dietl, Stuttgart

Mit 5 Abbildungen

Zusammenfassung

Aus dem oberjurassischen Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone) wird ein fossiler Hundertfüßler, *Eogeophilus jurassicus* n. g. n. sp., beschrieben. Die Art stellt den bislang ältesten bekannten sicheren Vertreter der Geophilida dar. Die Art lebte vermutlich im Küstenbereich von Inseln in der näheren Umgebung des Ablagerungsraums der Plattenkalke.

Abstract

From the Upper Jurassic Lithographic Limestone of Nusplingen (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone; SW Germany) a fossil centipede, *Eogeophilus jurassicus* n. g. n. sp. is described. It represents the hitherto oldest known true species of the Geophilida. *E. jurassicus* is assumed to have lived at the shoreline of Jurassic islands in the surroundings of the marine Nusplingen Lithographic Limestone.

1. Einleitung

Seit dem Frühsommer 1993 führt das Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart neue Grabungen im einzigen fossilführenden oberjurassischen Plattenkalk-Vorkommen der Schwäbischen Alb, dem Plattenkalk von Nusplingen (westliche Schwäbische Alb, Blatt 7819 Meßstetten), durch. Über erste Ergebnisse der laufenden Grabungen berichteten Dietl et al. (1995, 1996). Bei den früheren Grabungen sind bis auf einen kurzgefaßten Bericht (Fahrion 1937) keine detaillierteren Informationen über die Verteilung und Häufigkeit der Fossilien im Nusplinger Plattenkalk bekannt geworden, und das wissenschaftliche Interesse galt bei allen früheren Grabungen auch eher den Wirbeltierresten. Eine Terminologie der im Nusplinger Steinbruch anstehenden Schichtenfolge wurde von ALDINGER (1930) eingeführt und auch bei der neuen Grabung verwendet.

Bereits im Jahr 1994 wurde bei der Einrichtung der neuen Grabungsstelle im Nusplinger Steinbruch ein wurmartiges Fossil gefunden, das zunächst als Polychaet mit erhaltenen Kiefern und Parapodien gedeutet wurde. Eine eingehende Untersuchung dieses Objekts zeigte indessen, daß es sich hierbei um einen fossilen Hundertfüßler aus der Gruppe der Geophiliden handelt.

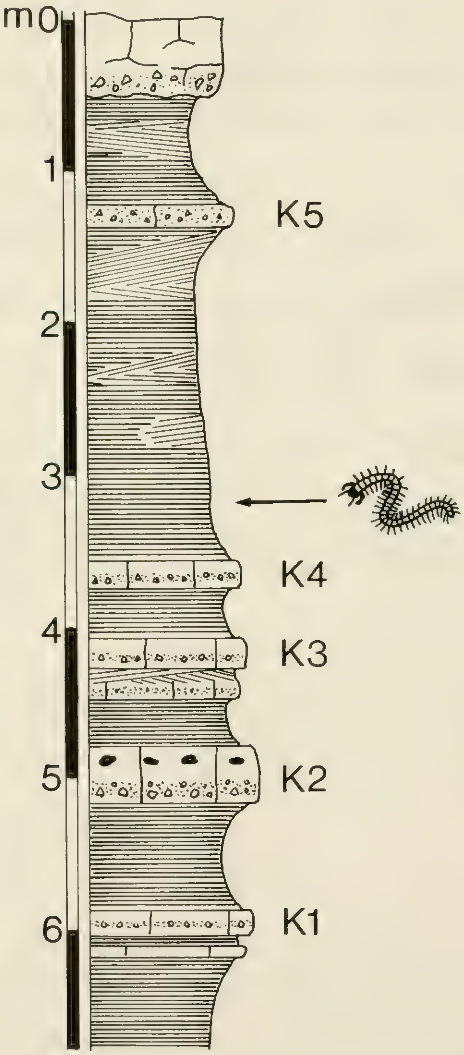


Abb. 1. Fundschicht des Geophiliden *Eogeophilus jurassicus* n. sp. im Profil des Nusplinger Plattenkalks. Schichtbezeichnungen nach ALDINGER (1930).

Dank

Für die Beschaffung wichtiger Literatur und anregende Diskussionen danken wir Frau Dr. R. Wetzer (San Diego National History Museum) und Herrn Dr. W. Seeger (Stuttgart). Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir außerdem für die großzügige finanzielle Förderung des Nusplinger Grabungsprojekts (DI 680/1).

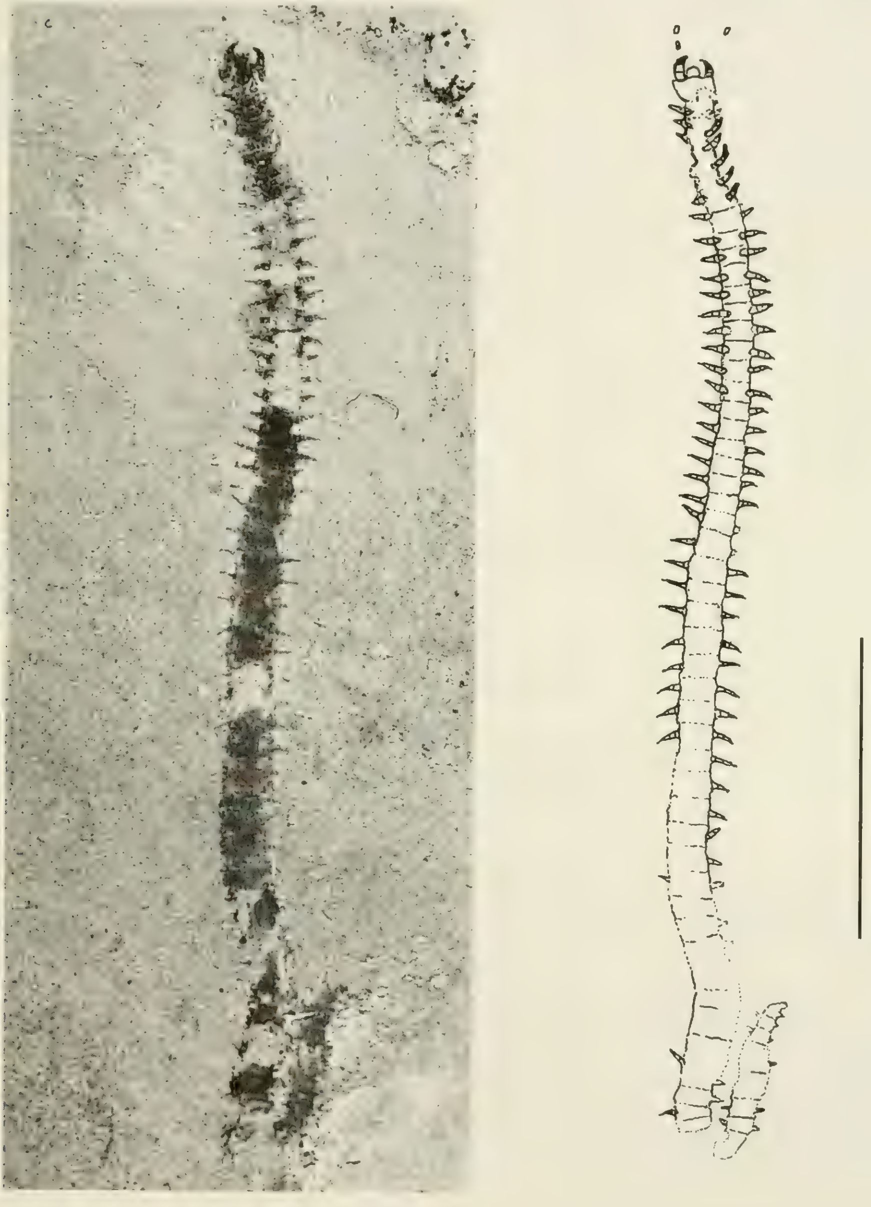


Abb. 2. *Eogeophilus jurassicus* n. sp., Holotypus. Nusplinger Plattenkalk, Schicht C, 35 cm über K4 (nach Aldinger 1930), Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Grabung Museum 1994, leg. M. Kapitzke (SMNS 62785). – Maßstab 1 cm.

2. Zur Fundschicht des fossilen Geophiliden

Die Kenntnis über die Fundschicht des fossilen Geophiliden (Abb. 1), das Plattenkalk-Paket C (Terminologie nach Aldinger 1930) ist bislang noch sehr dürftig, da ein großer Teil dieser Schicht offensichtlich wegen deren oberflächennaher Lage bei früheren Grabungen bereits abgetragen worden war und an der Stelle der neuen Grabung nur noch wenige Quadratmeter davon an Fläche zum horizontierten Abbau zur Verfügung standen. Trotz der relativ oberflächennahen Lage ist die Schicht C teilweise von einer Oxidation verschont geblieben, so daß manche Fossilreste noch in organischer Substanz vorliegen und der Plattenkalk durch seinen hohen Bitumengehalt eine graublaue Farbe aufweist.

Die Anzahl der Funde aus Schicht C ist wegen der kleinen abgebauten Fläche verhältnismäßig gering. Auffällig war eine recht große Anzahl an gut erhaltenen Pflanzenfossilien (*Brachyphyllum thuioides*, *Brachyphyllum elegans, Cycadopteris jurensis*, *Zamites feneonis*) und auch an Fischresten (*Caturus furcatus*, *Eurycormus* sp., *Pholidophorus* sp., *Tharsis dubius*, Zähne von *Sphenodus* sp.), während Krebse im Vergleich mit anderen Schichtabschnitten des Nusplinger Plattenkalks relativ selten zu sein scheinen (*Eryma elongata*, Schere von *Eryma* sp.). An Tintenfischresten wurden Schulpe von *Trachyteuthis* und von *Plesioteuthis* gefunden. Daneben kommen Belemnitenrostren, Ammoniten, Aptychen, Kotschnüre (*Lumbricaria*) und auch verhältnismäßig viele bereits makroskopisch erkennbare Reste von freischwimmenden Crinoiden der Gattung *Saccocoma* vor. An Altfunden scheinen die seltenen Flugsaurierfunde aus diesem Plattenkalkabschnitt zu stammen. Einzelne Flugsaurierzähne wurden bei der neuen Grabung allerdings auch in tieferen Schichten nachgewiesen.

3. Systematik

Klasse Chilopoda Latreille 1812
Ordnung Geophilida Pocock 1897
? Familie Geophilidae Newport 1844

Gattung *Eogeophilus* n. g.

Typusart: *Eogeophilus jurassicus* n. sp.

Derivatio nominis: gr. eos = Morgenröte, nach dem frühen Auftreten dieses Geophiliden.

Diagnose. – Geophilide mit über 50 Segmenten und einer Länge von über 40 mm. Kieferfüße mit langer, sehr breiter Tibia und ebensolchem Femur sowie einem kräftigen, mit schwacher Rille versehenen Tarsungulum. Coxosternum ungeteilt und seitlich weit über den Ansatz der Kieferfüße überstehend. 1. Maxillen ohne Fortsätze oder sonstige Differenzierungen. Hintere Segmente gegenüber den übrigen deutlich verschmälert.

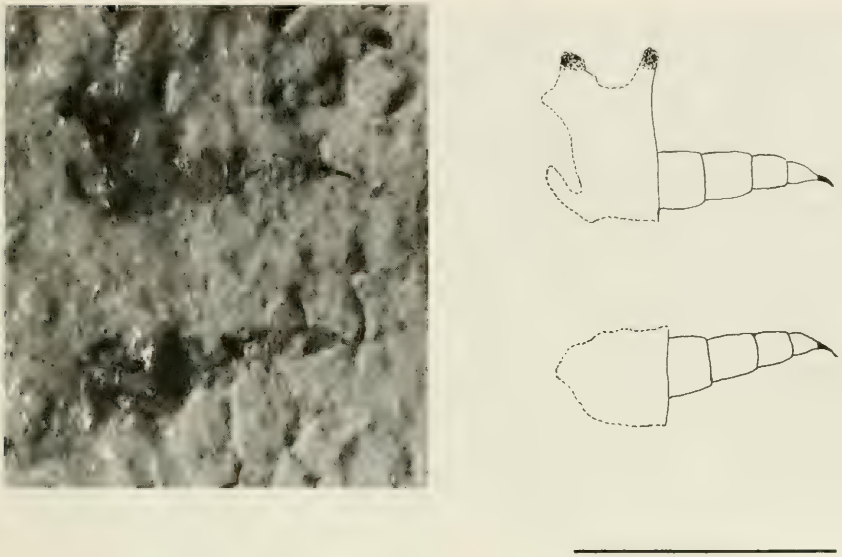


Abb. 3. *Eogeophilus jurassicus* n. sp., Holotypus. Beine des 9. und 10. Segments der rechten Körperseite. – Maßstab 1 mm.

Eogeophilus jurassicus n. sp.

Abb. 2–5

1996 Unbekannter Polychaet. – Dietl et al., Taf. 3.

Holotypus: Orig. zu Abb. 2–5, aufbewahrt am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Inv.-Nr. 62785.

Locus typicus: Nusplinger Steinbruch, Westerberg W Nusplingen (Zollernalbkreis, Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Schicht C (nach Aldinger 1930), Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.

Derivatio nominis: nach dem Auftreten im Jura.

Material: Holotypus.

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung.

Beschreibung. – Der Geophilide ist ähnlich wie die Krebse des Nusplinger Plattenkalks in organischer Substanz erhalten. Das Individuum liegt im wesentlichen auf der Bauchseite. Der vordere Körperabschnitt ist jedoch wenig hinter dem Kopfbereich verdreht, so daß der Kopf und die beiden ersten Segmente dahinter von unten betrachtet werden können. Im mittleren Körperabschnitt sind die Tergite oft noch vorhanden, teilweise aber bereits zusammen mit Teilen der Sternite abgelöst. An den Stellen mit abgelösten Segmenten liegen die Ansätze der Beine frei (Abb. 5a). Die Tergite sind an ihren proximalen und distalen Rändern stärker sklerotisiert und deswegen dort dunkler gefärbt (Abb. 5b). Die Grenze zwischen den Segmenten ist durch eine schmale, hellere Zone zwischen den Tergiten gekennzeichnet. Das Hinterende des Körpers ist unvollständig und offensichtlich bereits vor der Einbettung vom restlichen Körper abgetrennt worden. Differenzierungen des Hinterendes sind erhaltungsbedingt nicht mehr feststellbar, doch sind die hintersten Segmente sehr schmal. Insgesamt kann man etwa 49 Segmente im Zusammenhang abzählen. Hinzu

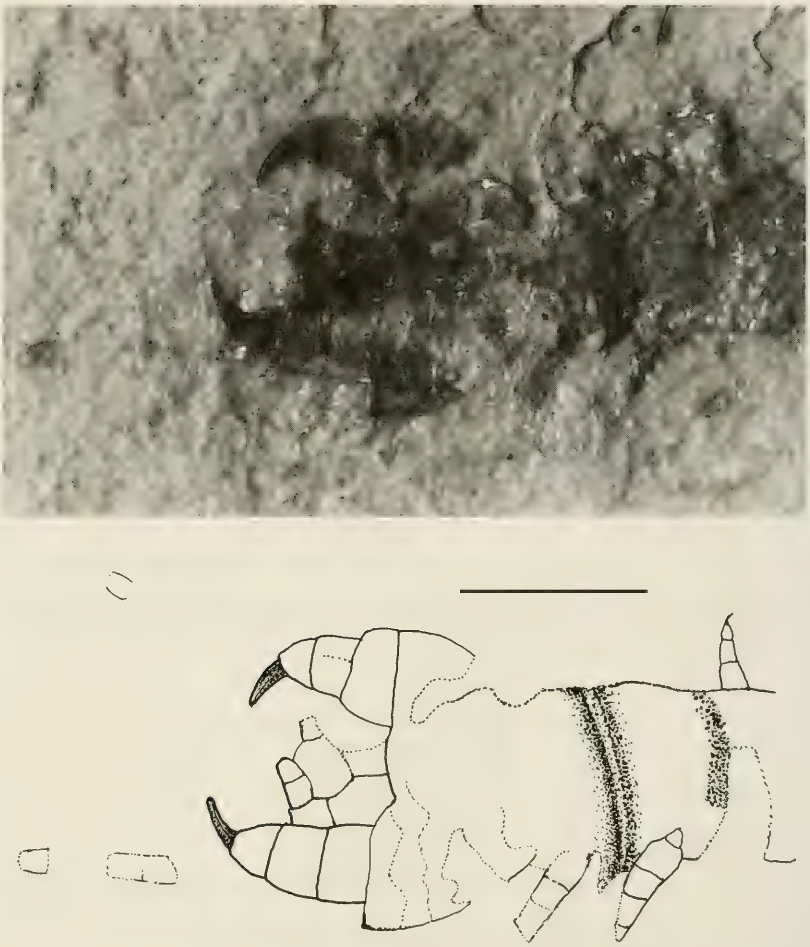


Abb. 4. *Eogeophilus jurassicus* n. sp., Holotypus. Detail vom Kopfende mit den Kieferfüßen. – Maßstab 1 mm.

kommen noch etwa 10 Segmente vom abgetrennten Hinterende. *Eogeophilus jurassicus* besaß also mindestens 59 Segmente, wobei unbekannt ist, ob eventuell weitere Segmente bei der Abtrennung des hinteren Körperabschnitts verloren gegangen sind. Die Lagebeziehung des Hinterendes vom Rest des Tieres läßt allerdings vermuten, daß die beiden Teile bei der Einbettung noch beinahe zusammenhingen. Die Länge des Tieres betrug somit mindestens 43,5 mm. Im mittleren Körperabschnitt beträgt die Breite eines Segments etwa 1,5 mm, die Länge etwa 0,7 mm.

Jedes Segment trägt ein Beinpaar, das im mittleren Abschnitt 0,7–0,9 mm vom Körperrand absteht. Die Gesamtbreite des Tieres einschließlich der seitlich abgespreizten Beine beträgt maximal etwa 3 mm. Die Beine sind deutlich segmentiert und tragen an ihrem distalen Ende einen stärker sklerotisierten, krallenartigen Prätarsus (Abb. 3). Der Kopf ist teilweise vom Sediment bedeckt und ansonsten stark zerdrückt. An Mundwerkzeugen liegt lediglich eine 1. Maxille mit dem zweigliedrigen Telopoditen frei, die unter lichtoptischer Vergrößerung keine besondere Differen-

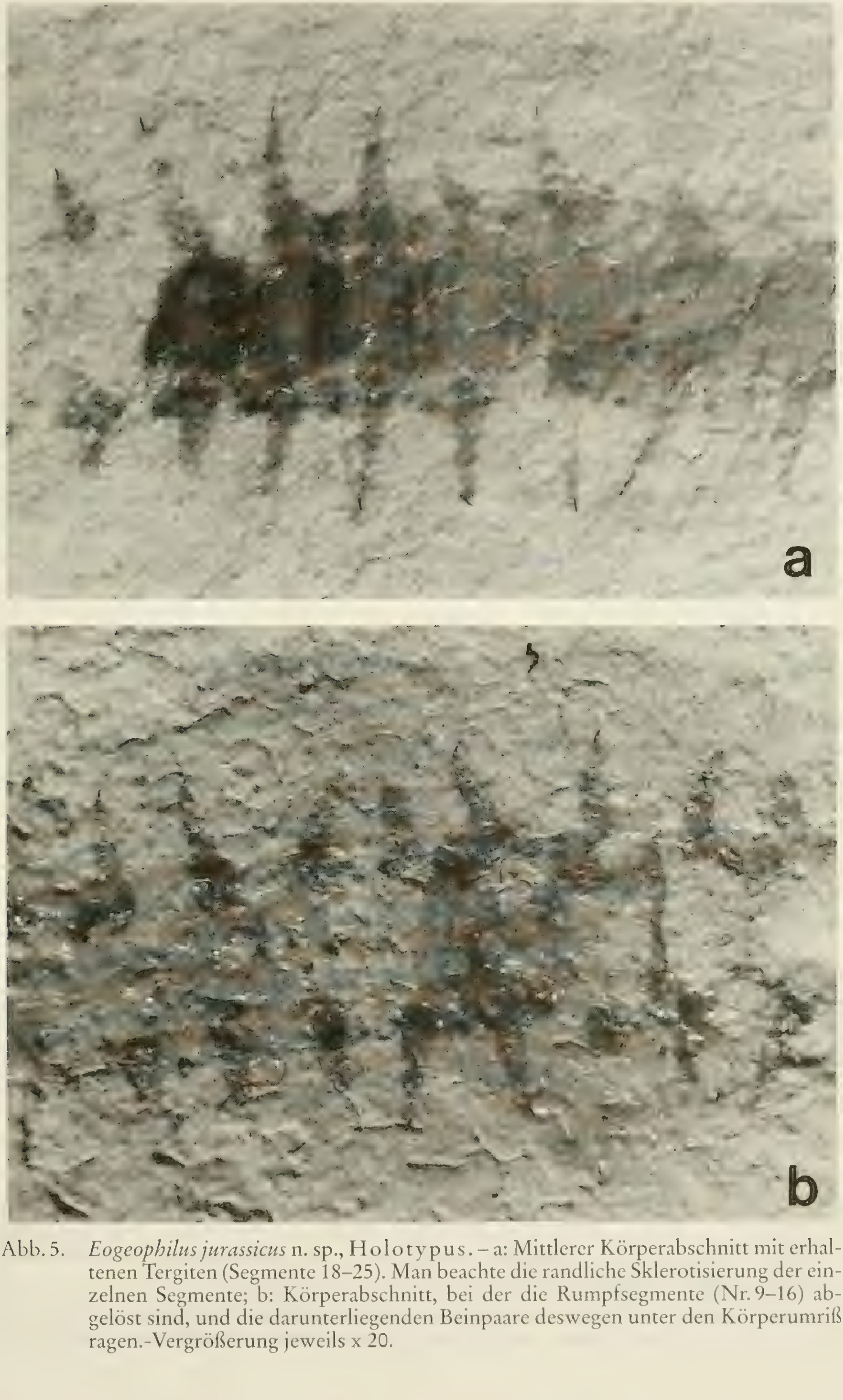


Abb. 5. *Eogeophilus jurassicus* n. sp., Holotypus. – a: Mittlerer Körperabschnitt mit erhaltenen Tergiten (Segmente 18–25). Man beachte die randliche Sklerotisierung der einzelnen Segmente; b: Körperabschnitt, bei der die Rumpfsegmente (Nr. 9–16) abgelöst sind, und die darunterliegenden Beinpaare deswegen unter den Körperumriß ragen.-Vergrößerung jeweils x 20.

zierungen aufweist. Reste der Antennen liegen nur an sehr kurzen Abschnitten frei, weswegen ihre Länge und die Zahl der Glieder nicht angegeben werden kann. Eine über die Fixierung des Objekts hinausgehende Präparation war im Kopfbereich ohne das Risiko einer Zerstörung nicht möglich. Die Breite des freiliegenden vorderen linken Antennenglieds beträgt etwa 0,16 mm. Das erste Körpersegment nach dem Kopf (Coxosternum) trägt ein Paar sehr kräftige Kieferfüße mit einer relativ großen, stark sklerotisierten Tarsalklaue, die eine schwach angedeutete Rinne aufweist. Letztere steht vermutlich im Zusammenhang mit einem Giftdrüsenkanal. Die daran anschließende Tibia und das Femur sind verhältnismäßig lang. Das Coxosternum ragt seitlich kragenartig ein Stück über die Kieferfußsegmente hinaus (Abb. 4).

Beziehungen. – Die heutigen Geophiliden sind in eine Vielzahl von Gattungen aufgespalten, die sich, abgesehen von der Segmentzahl, vor allem in Details des Baus der Mundwerkzeuge, der Zahl und Anordnung von Drüsenporen auf den Sterniten und der Differenzierungen des Körperhinterendes unterscheiden lassen (ATTEMS 1947; DOBRORUKA 1961; DUNGER 1993). Wegen der weitgehenden Bauchlage des Fossils und der mangelhaften Erhaltung des Hinterendes lassen sich diese Merkmale nicht untersuchen. Der fossile Geophilide unterscheidet sich aber nicht grundsätzlich von heutigen Vertretern dieser Ordnung. Eine Familienzuordnung zu den Geophilidae kann aufgrund der wenigen vorliegenden bzw. einer Untersuchung zugänglichen Merkmale nicht sicher vorgenommen werden. Lediglich die Scolioplanidae (syn.: Dignathodontidae) scheiden wegen ihres abweichenden Baus der Kieferfüße für einen Vergleich aus.

Bemerkung. – Die organische Erhaltung von *Eogeophilus jurassicus* n. sp. ließe unter Umständen eine detailliertere Untersuchung mittels Rasterelektronenmikroskopie oder sogar im Durchlicht zu, wenn man den Rest oder Teile davon aus dem Nebengestein herausätzen würde. Sehr gute Ergebnisse wurden von SHEAR & BONAMO (1988) bei der Untersuchung von organisch erhaltenen fossilen Chilopoden erzielt. Angesichts des Vorliegens von bislang nur einem einzigen Exemplar und der Gefahr einer Zerstörung bei der Präparation verbot sich jedoch ein solches Vorgehen.

4. Paläoökologische Bedeutung

Die allermeisten heutigen Geophiliden leben rein terrestrisch. Nur etwa 12 Arten unterschiedlicher Familienzugehörigkeit (z. B. *Scolioplanes maritimus, Nyctunguis heathii, Hydroschendyla submarina*) kommen auch an Meeresküsten im Gezeitenbereich vor und ertragen einen regelmäßigen Kontakt mit Meerwasser (DUNGER 1993: 1081). Sie leben entweder von diversem angespültem organischem Material oder auch räuberisch von dort lebenden Gastropoden, Balaniden und Ähnlichem (BLOWER 1957; CHAMBERLIN 1960). Der Nusplinger Fund läßt deswegen ebenso wie die zahlreichen Landpflanzenreste (MUTSCHLER 1926; SCHWEIGERT 1995) und die kürzlich entdeckten Libellenfunde (SCHWEIGERT et al. 1996), zu denen sich noch ein weiterer Fund eines isolierten Flügels der Art *Aeschnidium densum* (HAGEN) gesellt, auf das Vorhandensein von festländischen Biotopen in unmittelbarer Nachbarschaft zum Plattenkalk-Vorkommen schließen.

Es ist wohl davon auszugehen, daß bei sinkendem Meeresspiegel im obersten Kimmeridgium ältere Massenkalkkomplexe in der näheren Umrandung der heutigen Plattenkalkvorkommen als Inseln aufgetaucht sind und von Landpflanzen besiedelt wurden. Mit der Geophiliden-Fundschicht (Abb. 1) ungefähr zeitgleiche Ablagerungen einer gezeitenbeeinflußten flachstmarinen Fazies finden sich tatsächlich nur wenige Kilometer südlich des Nusplinger Plattenkalk-Vorkommens in Gestalt des bis auf Ichnofossilien nahezu makrofossilfreien und meist stark diagenetisch überprägten Kolbinger Plattenkalks. Ein Gezeiteneinfluß in dieser Formation wird durch eine erst im Rahmen der aktuellen Plattenkalk-Untersuchungen erkannte Gezeitenlamination sowie das Auftreten von Schrägschichtung und von typischen Runzelmarken („Kinneya-Rippeln“ sensu MARTINSSON 1965) deutlich. Eine sedimentologische Bearbeitung des Kolbinger Plattenkalks mit detaillierter Ausführung dieser Sachverhalte steht indes noch aus. Aus einer solchen randmarinen Zone, wie sie im Kolbinger Plattenkalk repräsentiert wird, dürfte der Nusplinger Geophilide herstammen. Eine Einschwemmung von einem sicher weit entfernten Festland im Norden (Rheinische Insel) und damit eine rein terrestrische Lebensweise von *Eogeophilus jurassicus* ist hingegen angesichts des relativ guten Erhaltungszustands ziemlich unwahrscheinlich.

Die teilweise Isolierung des Hinterendes vom restlichen Tier dürfte durch einen Freßfeind erfolgt sein, wie auch zahlreiche andere Fossilien des Nusplinger Plattenkalks (Crustaceen, Fische, Belemnitenrostren u.a.) entsprechende Bißspuren aufweisen und dadurch eine reich belebte Wassersäule über einem weitgehend unbesiedelten Meeresboden belegen.

5. Stammesgeschichtliche Bedeutung von *Eogeophilus jurassicus* n. sp.

Fossile Chilopoden und ähnliche Arthropoden werden wegen ihrer im allgemeinen terrestrischen und sehr verborgenen Lebensweise nur äußerst selten fossil überliefert. So kennt man Funde in erster Linie aus dem Bernstein, seltener als überkrustete Reste in Kalktuffen, Sinterkalken oder Travertinen (DIETLEN 1899, 1902; BACHMAYER 1953; ARP 1995). Dies gilt auch im speziellen für die Gruppe der Geophilida (syn: Geophilomorpha). Die ältesten bisher beschriebenen sicheren Geophiliden stammten aus dem oligozänen baltischen Bernstein (KOCH & BERENDT 1854; BACHOFEN VON ECHT 1942). Daneben wird auch die Art *Calciphilus abboti* CHAMBERLIN 1949 als ältester bekannter Fund mit einem angeblichen Kreide-Alter angegeben (LAURENTIAUX 1959; MÜLLER 1963; HOFFMAN 1969). Die Altersstellung von *Calciphilus abboti* ist jedoch zweifellos wesentlich jünger. Ein weiteres Fossil aus dem „Onyx-Marmor“ von Ashfork/Arizona, die Spinne *Calcitro fisheri*, wurde nämlich von PETRUNKEVITCH (1945, 1955) dem Jungtertiär, möglicherweise dem Pliozän, zugeordnet, worauf sich auch CHAMBERLIN (1949) beruft. Offensichtlich wurde dessen Angabe “Late Cenozoic” versehentlich falsch übersetzt. Die Art *Calciphilus abboti* ist demnach also deutlich jünger als die oligozänen Bernsteinfunde und spielt für phylogenetische Betrachtungen keine wesentliche Rolle. Von *Eogeophilus* n.g. unterscheidet sie sich u.a. durch Laufbeine, deren Prätarsus basale Seitendornen besitzt. Die Funde aus dem Bernstein werden bisher der Gattung *Geophilus* selbst zugerechnet, doch fehlen Neubearbeitungen dieses Materials. Möglicherweise handelt es sich bei der von MATTHEW (1894) aus dem Oberkarbon von Kanada beschriebenen Art *Ilyodes attenuata* bereits um einen Geophiliden, doch ist dessen Zuordnung umstritten (vgl. SHEAR & BONAMO 1988: 2).

Aus dem baltischen Bernstein liegen darüber hinaus Vertreter der verwandten Ordnungen Lithobiomorpha (*Lithobius*), Scutigeromorpha (*Cermatia*) und Scolopendromorpha (*Cryptops*) vor. Die fossilen Vertreter dieser Ordnungen lassen sich ohne weiteres an rezente Gattungen anschließen. Die Scutigeromorpha konnten jedoch mit der Art *Latzelia primordialis* SCUDDER bereits aus dem Oberkarbon von Mazon Creek/Illinois belegt werden. Zu den Scolopendromorpha werden von der gleichen Fundstelle die Arten *Mazoscolopendra richardsoni* MUNDEL und *Palenarthrus impressus* SCUDDER gestellt (MUNDEL 1979). Die Zuordnung weiterer von SCUDDER (1890) beschriebener Arten aus dem Oberkarbon von Mazon Creek zu den Chilopoden ist unsicher (HOFFMAN 1969). Chilopodenfunde aus dem Mesozoikum sind hingegen außerordentlich spärlich und nicht neu untersucht (HANNIBAL 1985). Die ältesten bisher bekannten Chilopoden-Reste überhaupt stammen aus dem Mitteldevon der USA. Sie wurden einer eigenen Ordnung Devonobiomorpha zugeordnet, die sich vor allem durch ein median geteiltes Koxosternum von den Geophiliden unterscheidet (SHEAR & BONAMO 1988). Obwohl die Ordnung Geophilida von allen Chilopoden als am stärksten abgeleitet gilt, deuten diese paläozoischen Funde an, daß nur die mangelhafte Fossildokumentation der Kenntnis der Phylogenese dieser meist in kryptischen Habitaten lebenden Tiergruppe im Wege steht.

Der Nusplinger Fund von *Eogeophilus jurassicus* n. sp. erweitert die Kenntnis der Ordnung Geophilida nun bis in den Oberjura zurück. Er weicht zwar von den rezenten Arten ab, ist aber bereits als moderner Geophilide anzusprechen. Auch die vermutete randmarine Lebensweise, die nur von wenigen rezenten Arten geteilt wird, erscheint deswegen nicht sonderlich überraschend. Da heutige Arten mit dieser Lebensweise zu ganz verschiedenen Familien innerhalb der Geophiliden gehören und darin sogar ziemlich isoliert stehen (vgl. VERHOEFF 1935: 21), muß sich eine solche Anpassung mehrmals unabhängig herausgebildet haben.

6. Literatur

ALDINGER, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. für Mineral. Geol. Paläont., B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

ARP, G. (1995): Ein Diplopode (Tausendfüßler i. e. S.) aus den lakustrinen Karbonaten des Nördlinger Rieses (Miozän, Süddeutschland): Morphologie und Integumentstruktur. – Paläont. Z., **69**: 135–147, 7 Abb.; Stuttgart.

ATTEMS, C. (1947): Neue Geophilomorpha des Wiener Museums. – Ann. naturhist. Mus. Wien, **55**: 50–149, 6 Taf.; Wien.

BACHOFEN VON ECHT, A. 1942. Über die Myriapoden des Bernsteins. – Palaeobiologica, **7**: 394–403; Wien.

BACHMAYER, F. (1953): Die Myriapodenreste aus der altpleistozänen Spaltenfüllung von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). – Sitzber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, **162**: 25–30; Wien.

BLOWER, J. C. (1957): Feeding habits of a marine centipede. – Nature, **180**: 560; London.

CHAMBERLIN, R. V. (1949): A new fossil Chilopod from the late Cenozoic. – Trans. San Diego Soc. nat. Hist., **11**: 117–120, 1 Taf.; San Diego.

– (1960): A new marine centipede from the California littoral. – Proc. Biol. Soc. Washington, **73**: 99–102; Washington.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **151**: 107–126, 5 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G. & Hugger, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 1 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.

Dietlen, R. (1899): *Julus* cfr. *antiquus* und sonstige Funde aus dem Böttinger Sprudelkalk. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **55**: 390–397, 2 Abb.; Stuttgart.

– (1902): Nachträge zu „*Julus* cfr. *antiquus* und sonstige Funde aus dem Böttinger Sprudelkalk". – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **58**: 83–85; Stuttgart.

Dobroruka, L. J. (1961): Die Hundertfüßler (Chilopoda). – Die Neue Brehm-Bücherei, **285**, 49 S., 34 Abb.; Wittenberg (Ziemsen).

Dunger, W. (1993): Überklasse Antennata (syn. Tracheata, Atelocerata). – *In*: Gruner, H.-E. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie (4. Aufl.), **1/4**: 1031–1160, 65 Abb.; Jena, Stuttgart & New York (G. Fischer).

Fahrion, H. (1937): Ein Beitrag zur Entstehung der Nusplinger Kalkschiefer auf Grund neuer Fossilfunde. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **26**: 60–65; Stuttgart.

Hannibal, J. (1985): Mesozoic myriapods. – Ohio J. Sci., **85**: 21–22; Cincinnati.

Hoffman, R. L. (1969): Myriapoda, exclusive of Insecta. – *In*: Moore, R. C. & Teichert, C. (eds.).: Treatise on Invertrebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4. 572–606, Boulder & Lawrence (University of Kansas & Geological Society of America).

Koch, C. L. & Berendt, G. C. (1854): Die im Baltischen Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden, und Apteren der Vorwelt. 124 S., 17 Taf.; Berlin (Nicolaische Buchhandlung).

Laurentiaux, D. (1959): Classe des Myriapodes (Myriapoda Leach 1814). – *In:* Pivetau, J. (Hrsg.): Traité de Paléontologie, Tome III, Onychophores, Arthropodes, Echinodermes, Stomochordés. 385–396, 16 Abb.; Paris (Masson).

Martinsson, A. (1965): Aspects of a Middle Cambrian Thanatotope on Öland. – Geol. Fören. Stockholm Förhandl., **87**: 181–230, 35 Abb.; Stockholm.

Matthew, G. F. (1894): On the organic remains of the Little River Group. No III. – Trans. Roy. Soc. Canada, **14**: 101–111, 1 Taf.; Ottawa.

Müller, A. H. (1966): Lehrbuch der Paläozoologie, **2**, Invertebraten, Teil 3, Arthropoda 2 – Stomochordata. XIII+698 S., 854 Abb.; Jena (G. Fischer).

Mundel, P. (1979): The Centipedes (Chilopoda) of the Mazon Creek. – *In*: Nitecki, M. H. (Hrsg.): Mazon Creek Fossils. 361–378, 11 Abb.; New York, San Francisco & London (Academic Press).

Mutschler, O. (1927): Die Gymnospermen des Weißen Jura ζ von Nusplingen. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **16**: 25–50, 1 Taf., 26 Abb.; Stuttgart.

Petrunkevitch, A. (1945): *Calcitro fisheri*, a new fossil arachnid. – Amer. J. Sci., **243**: 320–329, 1 Taf., 8 Abb.; New Haven.

– (1955): Arachnida. – *In*: Moore, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part P, Arthropoda 2, 42–161, 86 Abb.; Lawrence/Kansas (University of Kansas & Geological Society of America).

Schweigert, G. (1995): Neue Pflanzenfunde aus den Plattenkalken von Nusplingen (Oberjura, Schwäbische Alb). – Terra Nostra, **4**, 65.Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft, Abstracts und Poster, 54–55; Bonn & Hildesheim.

Schweigert, G., Dietl, G., Kapitzke, M., Rieter, M. & Hugger, R. (1996): Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **236**: 1–12, 7 Abb.; Stuttgart.

Scudder, S. H. (1890): New Carboniferous Myriapoda from Illinois. – Mem. Boston Soc. nat. Hist., **4**: 417–440, 5 Taf.; Boston.

Shear, W. A. & Bonamo, P. M. (1988): Devonobiomorpha, A New Order of Centipeds (Chilopoda) from the Middle Devonian of Gilboa, New York State, USA, and the Phylogeny of Centiped Orders. – Amer. Mus. Novitates, **2927**: 1–30, 75 Abb., 4 Tab.; New York.

Verhoeff, K. W. (1935): Über *Scolioplanes* (Chilopoda). – Zool. Anz., **111**: 10–23, 15 Abb.; Leipzig.

Anschrift der Verfasser:
Dr. G. Schweigert, Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 255	73 S., 1 Taf., 43 Abb., 7 Tab.	Stuttgart, 30. 11. 1997

Steneofiber eseri (Castoridae, Mammalia) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen

Steneofiber eseri (Castoridae, Mammalia) from the Westtangente near Ulm in comparison with other beaver assemblages

Von Clara Stefen, Stuttgart

Mit 1 Tafel, 43 Abbildungen und 7 Tabellen

Abstract

The numerous remains of beavers, mostly of *Steneofiber eseri*, from the lower Miocene site Ulm-Westtangente (MN 2a) are described. The metric and morphological variability of the population is depicted and compared with other beaver species as *St. viciacensis* from St. Gérand, *St. eseri* from Budenheim, Weisenau and Ulm, *Trogontherium minutum rhenanum* from Dorn-Dürkheim, *St. depereti* and *Palaeomys*. These comparisons allow to conclude on the evolution of the European beavers during the Miocene.

Zusammenfassung

Die zahlreichen Biberfunde aus der untermiozänen Fundstelle Ulm-Westtangente (MN 2a) werden beschrieben und größtenteils *Steneofiber eseri* zugeordnet. Die metrische und morphologische Variabilität wird in der zeitlich recht einheitlichen Population dargestellt und Vergleiche zu anderen Bibern gezogen.

Zum Vergleich dienen vor allem *St. viciacensis* aus St. Gérand, *St. eseri* aus Budenheim, Weisenau und Ulm, *Trogontherium minutum rhenanum* aus Dorn-Dürkheim sowie *St. depereti* und *Palaeomys*. Diese Vergleiche lassen Schlüsse auf die Evolution der europäischen Biber im Miozän zu.

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material und Methoden 3
3. Historisches zur Gattung *Steneofiber* 4
4. Beschreibung und Diskussion 7
   - 4.1 Unterkiefer 7
   - 4.2 Schädel 9
   - 4.3 Incisiven 12
   - 4.4 Unterkieferzähne 13
   - 4.5 Oberkieferzähne 24
   - 4.6 Postcraniales Material 31
   - 4.7. Problematische Formen 31
     - *Steneofiber* cf. *eseri* – aberrante Variante 31
     - Castoridae indet. 36
5. Diskussion 36
   - 5.1. Die Biberpopulation der Westtangente 36
   - 5.2. Vergleich mit den Bibern aus Weisenau, Budenheim und Heßler 39
   - 5.3. L/B-Werte einzelner Zähne verschiedener Biber im Vergleich 43
   - 5.4. Taxonomische Einordnung 45
6. Evolution der miozänen Biber in Europa anhand der Zähne 58
7. Zusammenfassung der taxonomischen Zahn-Merkmale 62
8. Literatur 65
   - Anhang 68
   - Tafel 72

1. Einleitung

Die Fundstelle Ulm-Westtangente wurde beim Neubau der Umgehungsstraße am westlichen Eselsberg nordwestlich von Ulm 1987 entdeckt (Heizmann et al. 1989). In den folgenden 2 Jahren haben die Mitarbeiter des SMNS dort gegraben und eine reiche Fauna aus dem Unteren Miozän, MN 2a, mittleres Agenium, zu Tage gefördert. Es stellt den größten Fundkomplex von Wirbeltieren des Untermiozäns in Deutschland dar. Die Grabung erfolgte hauptsächlich in einer Kalkmergellage der Unteren Süßwasser-Molasse.

Da die Biberfunde der Westtangente so umfangreich sind, sollen sie hier gesondert beschrieben und ausgewertet werden. Damit sind die Nagetiere der Westtangente vollständig beschrieben, denn Werner hat die übrigen Rodentia bearbeitet (Werner 1994).

Zahlenmäßig umfangreiche Biberfunde sind erst ab dem unteren Miozän bekannt (St. Gérand, Weisenau, Budenheim) aber nur z.T. beschrieben, wie die aus St. Gérand (Filhol 1879). Aus oligozänen Fundstellen sind dagegen nur selten Biberreste bekannt, vor allem Einzelzähne (Misonne 1957; Hugueney 1975). Da die Radiation der Biber im unteren Miozän einsetzt, ist eine genauere Analyse der untermiozänen Biber u.a. von der Westangente von phylogenetischem Interesse.

Dank

Für die Möglichkeit das Bibermaterial der Westtangente zu bearbeiten danke ich Herrn Dr. Heizmann ebenso wie für die Anregungen und die zahlreichen Diskussionen mit ihm. Den Herrn Prof. Dr. Heissig und Rummel, München, Dr. Engesser, Basel, Munk, Karlsruhe, und Dr. Storch, Frankfurt, sowie Frau Dr. Gruber, Darmstadt, danke ich sehr für die Bereitstellung von Vergleichsmaterial. Mit Herrn Dr.

Storch konnte ich meine Ideen zu Phylogenie der Castoriden dankenswerter Weise eingehend diskutieren. Herrn Dr. Bloos und Dr. Heizmann danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Die Fotoarbeiten zu dieser Arbeit wurden von Frau Harling, SMNS, übernommen.

2. Material und Methoden

Material

Das Bibermaterial der Westtangente ist so umfangreich, daß es von Werner (1994) in seiner Bearbeitung der Nagetiere von dieser Fundstelle nicht berücksichtigt werden konnte. Es liegen mehr als 250 Zähne, Kieferbruchstücke und 3 verdrückte Schädel und postcraniales Material vor. Die Funde sind bei der Faunenzusammenstellung zu *Steneofiber eseri* gestellt worden (Heizmann et al. 1989).

Zu Vergleichszwecken wurden verschiedene Biber herangezogen, die ich selber untersuchen konnte:

- *Steneofiber eseri* – Material aus Weisenau und Budenheim, Sammlung Senckenberg, Frankfurt (SMF); Material verschiedener Fundstellen, Sammlung Rummel; Material von Haslach bei Ulm, vom oberen Eselsberg b. Ulm, und von Ulm, Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart, SMNS;
- *Steneofiber viciacensis* – Material aus Saulcet, Montaigu und St. Gérand, Sammlung im Naturhistorischen Museum Basel (NMB);
- *St. depereti* – Material aus Artenay und Baigenaux, NMB; Material aus Langenau, SMNS;
- *St. minutus* – Material aus Langenau, SMNS; Material aus Schrotzburg, Material in Karlsruhe; Material aus Großlappen und Aumeister, Bayerische Staatssammlung München (BSP);
- *Castor fiber* – rezent, SMNS, SMF;
- *Trogontherium minutum rhenanum* – Material aus Dorn-Dürkheim, SMF;
- *Trogontherium cuvieri* – Material aus Mosbach, Sammlung Karlsruhe;
- *Palaeomys castoroides* – Material aus Dorn-Dürkheim, SMF; Material aus Eppelsheim, Sammlung Darmstadt.

Mit St. Gérand ist besonders in der älteren Literatur oft ein größeres Fundgebiet gemeint, woraus detaillierte Fundortangaben nicht mehr rekonstruiert werden können.

Früher wurden alle Funde aus den Ulmer Schichten unter der Fundstelle Ulm zusammengefaßt (vgl. Werner 1994). Das Vergleichsmaterial aus den verschiedenen Fundstellen bei Ulm (Ulm, oberer Eselsberg) wird als Material aus der Umgebung von Ulm zusammenfassend mit den Funden von der Westtangente verglichen. Während das Material der Westtangente aus einem relativ einheitlichen stratigraphischen Niveau stammt, haben die verschiedenen Fundstellen in der Umgebung von Ulm unterschiedliche stratigraphische Positionen.

Vermessung

Die Vermessung der Zähne an der Kaufläche erfolgte größtenteils mit einem digitalen Meßgerät bei 12facher Vergrößerung, wobei die Meßgenauigkeit bei ± 0,02 mm liegt. Die Längen und Breiten an der Basis isolierter Zähne wurden mit einer Schieblehre bestimmt.

Die Zähne wurden mit Hilfe eines Zeichenspiegels bei 8 bis 15facher Vergößerung gezeichnet. Zur Orientierung ist der Maßstab von 5 mm bei Zähnen immer mit abgebildet.

Graphische Darstellung

Zur graphischen Darstellung der Meßwerte von der Kaufläche sind vor allem Punktdiagramme angegeben. In den Längen-Breiten-Diagrammen (L/B-Diagrammen) sind Zähne verschiedener Abkauungsstufen berücksichtigt. Der Unterschied zwischen Kauflächenmaßen und basalen Werten wird gesondert dargestellt (Abb. 11).

Statistik

Die metrische Analyse stützt sich auf Längen-Breiten-Angaben. Für alle Stichproben werden Stichprobenumfang (n), kleinster Wert (x_{min}), größter Wert (x_{max}) und der arithmetische Mittelwert der Stichprobe (x) sowie die Standardabweichung des Stichprobenmittelwertes (s_x) angegeben (Tab. II), da die Häufigkeitsverteilung für die Längenwerte eine normale Verteilung zeigen. Daneben ist der voraussichtliche Bereich von dem Mittelwert der Grundgesamtheit angegeben (μ).

Die Werte berechnen sich wie folgt:
Die Standardabweichung vom Mittelwert ist definiert als:

$$s_x = \sqrt{\frac{\Sigma x^2 - \frac{(\Sigma\, x^2)}{n-1}}{n}}$$

Der voraussichtliche Bereich des Mittelwerts der Grundgesamtheit ist definiert als:

$$\mu = \bar{x} \pm \frac{s_x}{\sqrt{n}}\, z \qquad \text{für } n > 30$$

$$\mu = \bar{x} \pm \frac{s_x}{\sqrt{n}}\, t \qquad \text{für } n < 30$$

Morphologische Analyse

Die morphologische Beschreibung folgt der von Stirton (1935) zusammengestellten Nomenklatur (Abb. 6, 16).

3. Historisches zur Gattung Steneofiber

Die Gattung *Steneofiber* ist von Geoffrey Saint-Hilaire 1833 zunächst als *Sténéothèrium* aufgestellt worden (Geoffrey 1833). Er erwähnt in diesem Text einen Schädel aus St. Gérand (Allier), der in seinen Merkmalen zwischen *Castor* und *Ondatra* liegt (Geoffrey 1833: 95): „Tel est aussi le crâne d'un genre nouveau, d'un type distinct, qui s'en vient très heureusement combler l'intervalle existant entre le castor et l'ondatra. Je ferai connaître ce nouveau genre sous le nom de *sténéothèrium*; les dents, le palais, l'occiput, la caisse auditive, y sont comme dans le castor; mais la face s'y trouve jointe avec l'arrière-crâne par une sorte de pedicule très étroits, et, au contraire, cette région intre-orbitaire est large dans le castor. ...". Auf den selben Schädel bezieht er sich wohl 1834 unter dem Namen *Steneofiber*. Eine genauere Beschreibung als „... un crâne de *Steneofiber*, animal entre le castor et l'ondatra ..." fehlt hier allerdings ebenso wie eine Abbildung. Da GEOFFREY somit selbst den zuerst gebrauchten Namen *Sténéothèrium* zugunsten von *Steneofiber* aufgibt, ist letzerer gültig.

Die Gattung basiert auf einem Schädel, den erst GERVAIS in seinem Werk „Zoologie et Paléontologie française – nouvelles recherches sur les Animaux vertébrés de la France" (1852, 1859) als *Steneofiber viciacensis* abbildet (Taf. 48, Abb 9, 9a,b); denn er schreibt dazu (1859: 22): „Ce genre été ainsi dénommé, dès l'année 1833, par Geoffrey Saint-Hilaire, qui en avait observé quelques ossements, et entre autres un crâne presque entier que représent les figures 9 et 9 a et b de notre planche 48."

Die Art *Chalicomys eseri* (= *Steneofiber eseri*) wurde 1846 von v. MEYER aufgestellt. Berichte von SCHLOSSER (1884) und VIRET (1929), daß er die Art 1838 aufgestellt habe, sind falsch, wie schon KUSS (1960) herausgestellt hat. 1838 hat v. MEYER die Art *Chalicomys minutus* aufgestellt (1838: 414): „Der Nager aus der Braunkohle von Elgg ist mindestens spezifisch verschieden; ich werde die davon vorhandene Unterkiefer Hälfte als *Chalicomys minutus* bekannt machen."

H. v. MEYER stellt die Art 1846 für ein Unterkiefer-Fragment (J. Min., S. 474) auf: „Im Örlinger Tal bei Ulm kommt ein den nicht schiefrigen Lagen des Öninger Mergels sehr ähnliches Süßwasser Gebilde vor, woraus Herr Finanzrat Eser mir die rechte Unterkiefer-Hälfte mit der vollständigen Backenzahn-Reihe von einem Nager mitteilte, der einer neuen Spezies von *Chalicomys*, *Ch. eseri* angehört." Erst ein Jahr später liefert ESER (1847: 147; Vortrag 1.5.1846, aber erst 1847 erschienen) eine Abbildung des rechten Unterkiefer-Fragments und gibt eine von v. MEYER verfaßte Beschreibung des von ihm gesammelten *Chalicomys eseri* als in seiner Größe zwischen *Chalicomys jaegeri* und *Chalicomys minutus* liegend („Die Gründe, welche mich zur Errichtung des *Chalicomys eseri* bewogen haben, bestehen hauptsächlich darin, daß die Länge von dessen Backenzahnreihe im Unterkiefer so viel mißt, als die drei vorderen Backenzähne in *Ch. jaegeri*, daß in *Ch. minutus* die Backenzahnreihe so lang ist als der Raum, den die drei vorderen Backenzähne von *Ch. eseri* einnehmen, und daß in letzterer Spezies der erste untere Backenzahn verhältnismäßig kleiner sich darstellt als bei den beiden anderen Spezies..."). Der abgebildete Unterkiefer (mit P4-M1) entspricht somit dem Holotyp. Dieser ist morphologisch nicht identisch mit der Abbildung eines Unterkiefers aus Haslach, die SCHLOSSER 1884 veröffentlicht hat. SCHLOSSER schreibt, daß er die Zeichnungen aus den unveröffentlichten Manuskripten v. MEYERS kopiert habe. Vermutlich schloß STIRTON (1935) daraus, daß es sich bei den Abbildungen von SCHLOSSER (1884) um die Originale v. MEYERS handelte und erhob die Abbildung von SCHLOSSER (1884, Taf. 10, fig 3) zum Lectotyp zu *Monosaulax eseri*.

POMEL stellt 1847 mit einer Abbildung einer oberen und einer unteren Zahnreihe *Steneofiber castorinus* von Allier auf (Vortrag vom 21.12.1846, doch erst 1847 erschienen; vgl. KUSS 1960). POMEL synonymisiert schon 1853 *Steneofiber castorinus* mit *St. escheri* POMEL und *Chalicomys escheri* v. MEYER (wobei es sich bei letzterem „escheri" um einen Schreibfehler handelt). Der Name *Steneofiber eseri* hat Priorität, weil v. MEYER diesen 1846 aufstellt; die Beschreibungen von ESER und POMEL erscheinen erst 1847.

Pomel gibt 1853 die erste Beschreibung der Molaren von *Steneofiber*: „Molaires ayant leur fût moins allongé que dans le genre précédent [*Castor*], les superieures ont un sillon interne très-profond un externe disparaissant de bonne heure par la détrition et se changeant en fossette linéaire à la couronne. Cell-ci montre, en autre, une fossette opposée au sillon interne, une seconde près du bord posterieur du côte externe, avec une troisième très-petite et ronde devant l'intervalle de celle-ci et de l'extrémité du sillon externe, ou de sa fossette lorsqu'elle est fermée. La dernière molaire est très-petite et ne conserve souvent que le sillon externe devenu posterieur, et trois ou quatre petites fossettes irrégulièrement placées. Les molaires inférieures sont semblables aux supérieurs avec cette differénce habituelle, qu'elles sont comme retournées, le bord externe devenant interne et l'antérieur postérieur. Le sillon interne est plus persistent, l'externe mais profond, et les extrémités de leurs plis sont opposés et non alternes. La cinquième petite fossette peu persitante est à l'angle antérieur interne. ..."

Neben den synonymen Arten *St. eseri* v. Meyer und *St. castorinus* Pomel sind im letzten Jahrhundert einige miozäne Arten von *Steneofiber* aufgestellt worden. Gervais gibt den von St. Hilaire beschriebenen Resten von *Steneofiber* den Namen *St. viciacensis*. Zu dieser Art hat Filhol (1879) auch *St. castorinus* gerechnet, und Schlosser (1884) faßt *St. viciacensis* und *Chalicomys eseri* als eine Art auf, wobei er jedoch Bedenken trug: „... andere Unterschiede als in der Dimension sind allerdings nicht zu constatieren" (Schlosser 1884: 21). In neuerer Zeit hat auch Kuss (1969) beide Arten synonymisiert. Das Verhältnis von *St. eseri* und *St. viciacensis* wird in der Diskussion noch erörtert.

Eine von Lartet 1851 aus Sansan als *Myopotamus sansaniensis* beschriebene Art wurde von Gervais (1859) mit dem aus Sansan von Pomel beschriebenen *St. larteti* gleichgesetzt, und er weist auf die Ähnlichkeit zu *St. viciacensis* hin (S. 23): „... les molaires ont de l'analogie avec celles de l'espèce précédente [*St. viciacensis*]". Von Schlosser (1884) wird diese Form zu *Chalicomys minutus* gestellt, und der Artname *sansaniensis* bzw. *larteti* taucht in der Literatur danach kaum mehr auf; Baudelot (1972) und Ginsburg (1975) beziehen sich allerdings auf *Monosaulax sansaniensis*. Dieser wird von Mayhew (1978) zu *Trogontherium* gestellt.

Gervais (1859) synonymisiert die aus Villefranche d'Astarac bei Simorré und Bonrepos bekannten *Castor subpyrenaicus* Lartet und *Steneofiber nouleti* Pomel. Schlosser (1884) stellt *Castor subpyrenaicus* zu *Chalicomys jaegeri*, wie auch Schreuder (1929). Mayet (1908) dagegen unterscheidet *St. subpyrenaicus* von *St. depereti*. Crusafont et al. (1948) stellen *St. subpyrenaicus* wieder zu *St. jaegeri* und glauben, daß es keine als *St. subpyrenaicus* zu bezeichnende Zwischenform zwischen der burdigalischen und der vindobonischen Biber-Form gibt.

Viret hat 1925 aus St. Gérand einen kleinen Biber als *St. julieni* beschrieben. Doch stellt er selber (1929: 61) fest, daß es sich um dieselbe Form handelt wie *St. eseri*, und zwar um die juvenile Form: „[*St. julieni*] n'était autre que le jeune du *St. eseri* pourvu de sa prémolaire de lait."

Steneofiber eseri wurde als *Chalicomys eseri* von v. Meyer 1846 aufgestellt. Die Gattung *Chalicomys* basiert auf dem 1832 von Kaup aufgestellten *Chalicomys jaegeri*. Doch die von Kaup 1832 beschriebenen Gattungen *Chalicomys* und *Chelodus* sind nicht gültig, wie er selber feststellte (Kaup 1839: 316): „Mein Geschlecht *Chalicomys* ist zu streichen, indem ich dessen Charakter, Backenzähne mit geschlossenen und getrennten Wurzeln, ebenfalls an Backenzähnen eines Unterkiefers des *Ca-*

stor cuerneri angedeutet gefunden habe. Die Art ist demnach als *Castor jaegeri* zu bezeichnen. *Chelodus* (früher *Aulacodon*) *typus* ist nach den Milchzähnen des *Castor jaegeri* aufgestellt. Das Geschlecht und die Art ist demnach zu streichen." Auch v. MEYER (1838: 414) sah es als wahrscheinlich an, daß, „Kaup's *Palaeomys castoroides* auch nichts anderes als *Chalicomys jaegeri* ist." Der nächste Revisor der Biber, STIRTON hat 1935 auch die Priorität von *Palaeomys castoroides* bestätigt. HÜNERMANN (1966) und FRANZEN & STORCH (1975) geben erneut an, daß die 1832 von KAUP drei aufgestellten Bibertaxa *Palaeomys castoroides*, *Chalicomys jaegeri* und *Chelodus typus* verschiedene Altersstadien einer Art darstellen und unterstützen die Priorität von *Palaeomys castoroides*. Es ist also für diese großen Formen der Name *Palaeomys castoroides* zu benutzen.

Die Unterschiede zwischen *Steneofiber* and *Palaeomys* liegen vor allem in der Größe, der Länge der Striae/iide, dem Grad der Hypsodontie und den bei *Palaeomys* bis zur Kronenbasis durchgehenden Hypostriae/iide im P4 sup. und inf. (vgl. Kap. 5.). Die Unterschiede sind gering, so daß die Frage, ob es sich um zwei Gattungen handelt, berechtigt ist. Geht man von der phylogenetischen Linie *Steneofiber-Palaeomys* aus (vgl. GINSBURG 1971), stellt sich die Frage, wo die Grenze zwischen beiden Formen zu ziehen ist. Sieht man die Unterschiede als nicht groß genug an, um eine artliche Trennung beider Formen zu vertreten, so müßte man *Palaeomys* die Priorität geben, denn diese Gattung wurde 1832 aufgestellt und *Steneofiber* erst 1833. Diese Ansicht wird von ALDANA CARRASCO (1992) vertreten.

Die Gattungsnamen *Steneofiber* und *Paleomys* haben sich allerdings im Laufe der Zeit so etabliert, daß eine Synonymierung im Rahmen dieser Arbeit nicht angestrebt wird. In der Regel wird *Steneofiber* für unter- bis mittelmiozäne Biber und der Name *Palaeomys* für obermiozäne bis pliozäne Biber verwendet. Schwierigkeiten tauchen bei der Abgrenzung beider Gattungen in bestimmten Fundstellen allerdings auf (vgl. Kap. 5.).

4. Beschreibung und Diskussion der Funde

4.1. Unterkiefer

Die Unterkiefer von der Westtangente sind nur fragmentär erhalten (Abb. 1).

Der Unterkiefer ist kräftig und massiv gebaut. Die Zähne sind nach lingual geneigt, und die gesamte Zahnreihe zieht in einer Geraden von mesial nach disto-lingual. Während P4 in der Mitte des Mandibularknochens sitzt, sind die Molaren relativ in den Mundraum hinein verschoben. Der Mandibularknochen wird ab dem ersten Molar nach buccal verbreitert, so daß nach außen ein Steg (margo inferior processus angularis, TULLBERG 1899) entsteht, der unterhalb der Alveolen etwa rechtwinklig nach außen steht. Der äußerste Bereich dieses Knochenvorsprungs setzt sich in den Processus coronoideus fort. Der Knochenvorsprung zieht bis zum distalen Ende der Alveole von M3. Dort wird er von einer Kante beendet, denn etwa rechtwinklig geht der Mandibularknochen von dort lingual nach basal in den Proc. angularis über.

Der Processus coronoideus läuft spitz nach distal zu, ähnlich wie beim rezenten *Castor*. Der Knochen ist jedoch flach, während er bei *Castor* dorsal leistenförmig verdickt ist. Die Spitze des Pr. coronoideus zeigt bei *Steneofiber* nach distal, während sie bei *Castor* nach distal und basal zeigt.

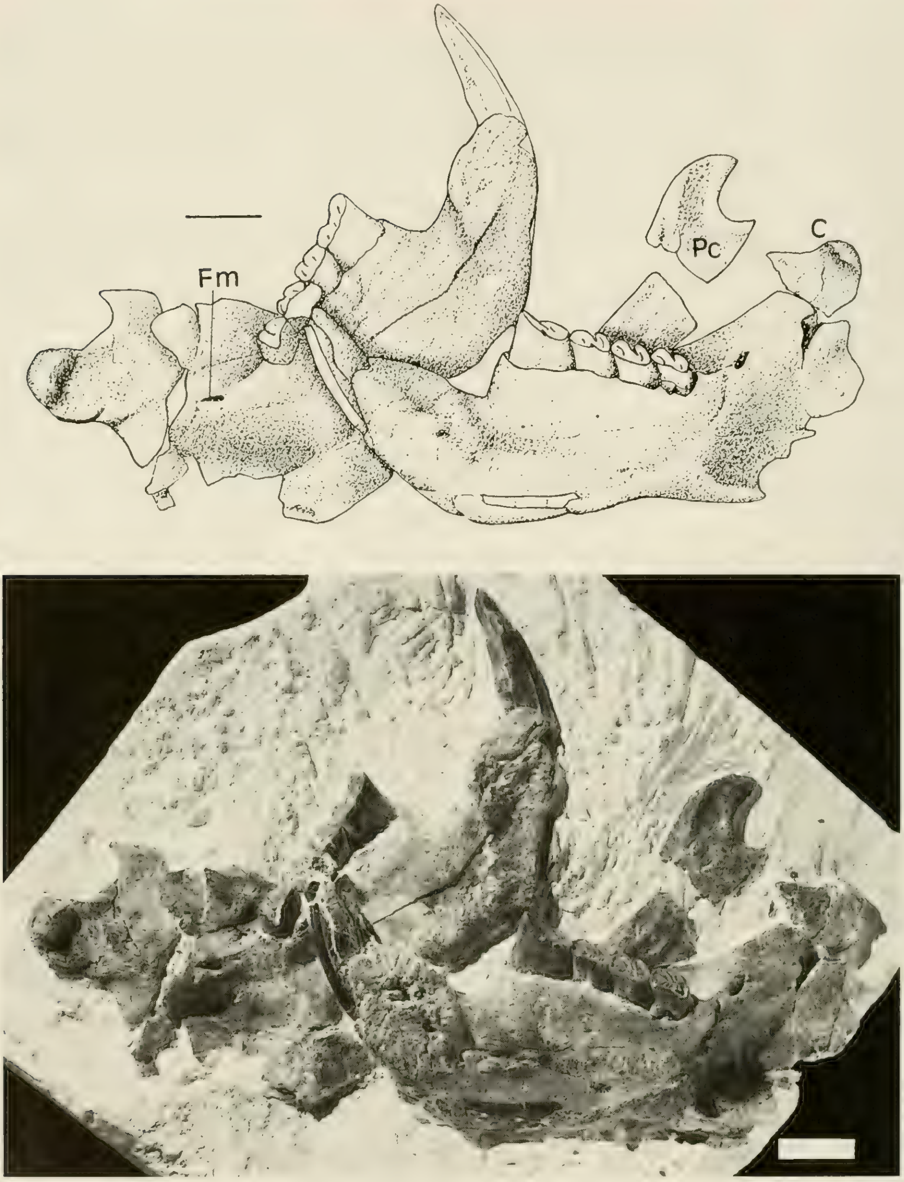


Abb. 1. *Steneofiber eseri*, 2 Unterkiefer, Ansicht von lingual. Auf die Einzeichnung der Details der Kauflächen der Zähne wird hier verzichtet. Balken = 1 cm; SMNS 46250. C – Condylus; Fm – Foramen mandibulare; Pc – Processus coronoideus.

Die Basis des Mandibularknochens ist unterhalb von M3 lingual verbreitert. Der Condylus ist deutlich breiter als lang, und die Gelenkfläche ragt lateral über den Knochen heraus.

Lingual ist das Foramen mandibulare in der Verlängerung der Zahnreihe deutlich zu erkennen. Es läuft etwas spitzer nach distal zu als bei *Castor*.

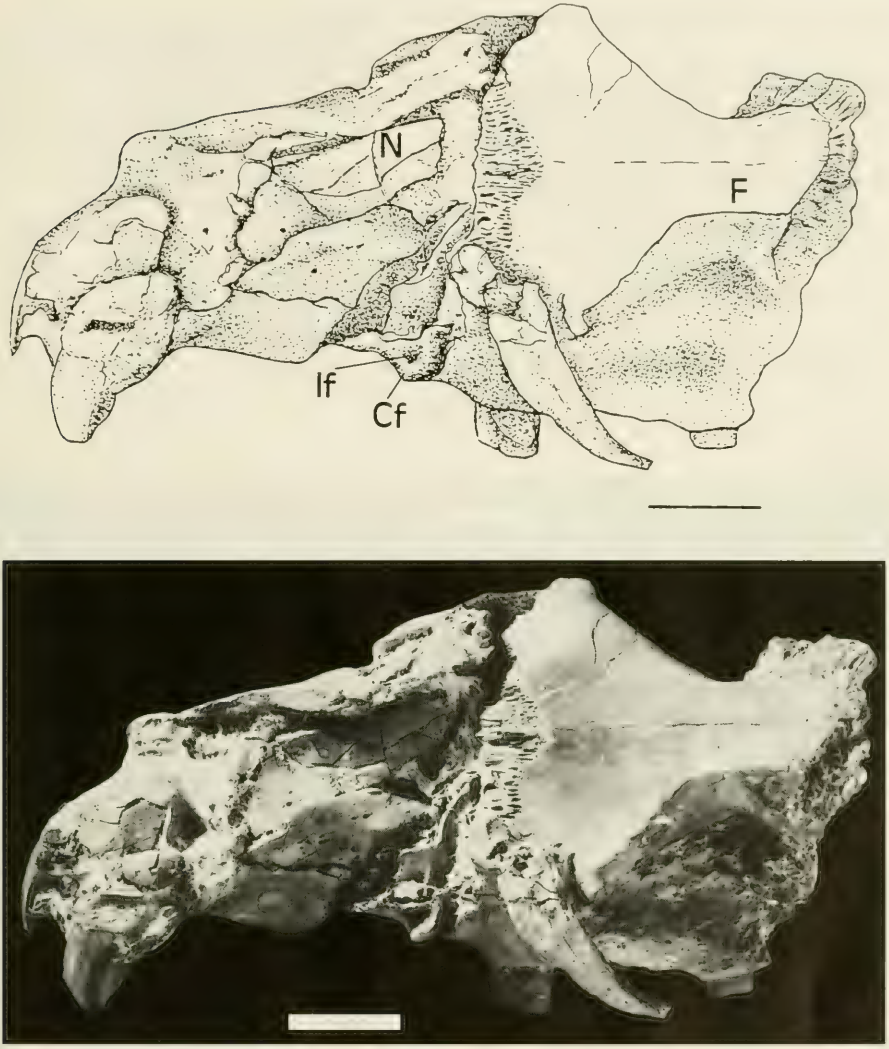


Abb. 2. Schädel von *Steneofiber eseri*, Ansicht von dorsal. Der einzige vollständig erhaltene Knochen ist das Frontale. Balken = 1 cm; SMNS 46248.
Cf – Crista facialis; F – Frontale; If – Infraorbitalforamen; N – Nasale, stark zerbrochen.

Nur an wenigen Exemplaren erkennt man am Mandibularknochen den spitzen Kinnfortsatz unterhalb des vorderen Alveolenrandes von P4 (Taf. 1, Fig. 1). Die Spitze zeigt gerade nach unten, nicht wie bei *Castor* nach unten und distal.

4.2. Schädel

Die vorliegenden Schädel sind stark zerdrückt, so daß nur wenige Knochen vollständig vorliegen (Abb. 2, 3) und entsprechend wenige Merkmale beurteilt werden können.

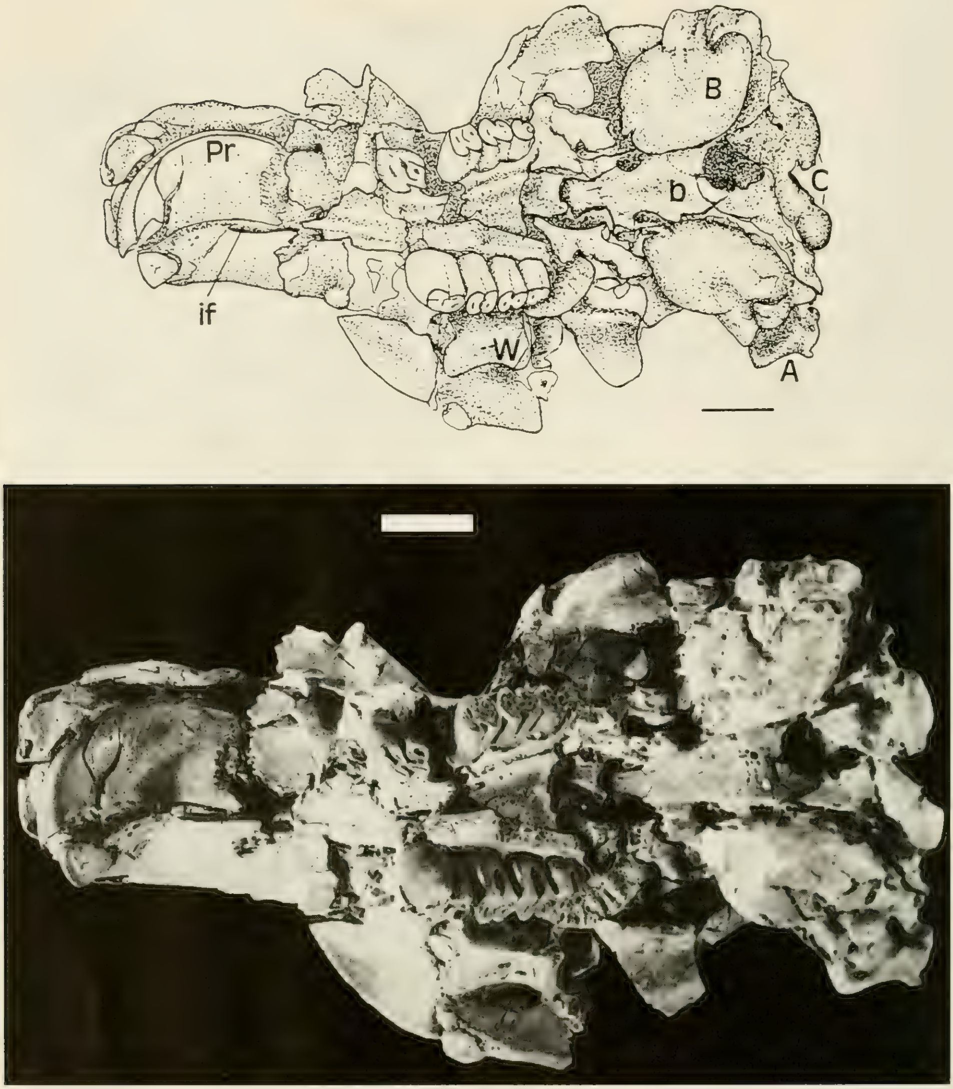


Abb. 3. Schädel von *Steneofiber eseri*, Ansicht von ventral. Die meisten Knochen sind zerbrochen, der ganze Schädel ist flachgedrückt. Balken 1 cm; SMNS 46249.
A – aufgelagerter Astragalus; b – Basisphenoid; B – Bulla; C – Hinterhauptscondylen; if – Incisiv Foramen; Pr – Praemaxillare; W – aufgelagerter Wirbelkörper.

Die Schädel von verschiedenen Altersstufen von *Castor* zeigen deutlich, daß es eine Veränderung der Cristae sagittales und nuchales und auch der Frontalia im Laufe der Ontogenie gibt (Friant 1937b, Freye 1959). Eine taxonomische Interpretation der vorliegenden Knochen ist aufgrund des Erhaltungszustands und der ontogenetischen Veränderungen kaum möglich.

Im Vergleich zu *Castor fiber* läßt sich an *St. eseri* von der Westtangente folgendes feststellen:

– das Frontale ist bei *St. eseri* nicht so stark nach distal ausgezogen wie bei *Castor fiber* und nach rostral ist es fast gerade;
– die Nasalia reichen nicht so weit nach distal, und die Frontalia sind daher in der Mitte am proximalen Rand nicht so stark nach distal eingebuchtet, wie bei adulten Exemplaren von *Castor*;
– am Frontale ist kein Ansatz einer Crista zu erkennen, wie sie bei *Castor* auftritt;
– die Einkerbung am Entorbitale ist bei *Steneofiber* schmäler, und der begrenzende Knochen ist hier glatter am Rand als bei *Castor*;
– bei *Castor* sind am Rand der Entorbitaleinkerbung Fortsätze zu beobachten, die bei *Steneofiber* nicht auftreten;
– die Praemaxillaria sind wie bei *Castor*; es gibt bei *Steneofiber* allerdings dorsal vom Incisiv eine Furche, die von distal nach rostral zieht;
– das Infraorbitalforamen liegt wie bei *Castor* hinter einer Knochenleiste (Crista facialis), doch ist diese bei *Steneofiber* sehr klein und nicht so lang in dorsal-ventraler Richtung ausgezogen wie bei *Castor*. Die Crista facialis trennt bei *Castor* das Foramen infraorbitale von dem dort herunterziehenden Teil des Musculus masseter (Freye 1959). Die distal von der Knochenleiste liegende Grube zieht bei *Castor* schräg nach mesial, ist aber im wesentlichen dorso-ventral ausgerichtet. Bei *Steneofiber* ist die Grube, die nicht so deutlich von der Knochenleiste abgegrenzt wird, stärker nach rostral orientiert und ist mit der Furche ventral vom Incisiv im Praemaxillare verbunden;
– die Hinterhauptscondylen ähneln in der Lage und Richtung denen von *Castor*; sie sind länger und etwas breiter in dorsal-basaler Richtung;
– zwei kleine, runde Foramina sind in den Nasalia vorhanden, wie bei *Castor*.

Die Längen von Bulla, Zahnreihe und Praemaxillare stehen bei *Steneofiber eseri* etwa im Verhältnis von 1:1:1, bei *Castor* im Verhältnis 0,7:1:1 (Tab. 1). Damit hat *Steneofiber* eine in Relation längere Bulla als *Castor*.

Daß die Schnauze bei *Steneofiber* kürzer als bei *Castor* erscheint, liegt an dem relativ längeren Diastema; das Verhältnis der Nasale- und Schnauzenbreite erscheint bei beiden gleich.

Diese Vergleiche sind vage, da sie auf wenigen Messungen basieren, und geben daher nur eine Tendenz an. Nur für *Castor* konnten Individuen verschiedener Alterstadien berücksichtigt werden.

Tab. 1. Einige Maße von zwei verfügbaren Schädeln *Castor fiber* (adult) und *Steneofiber eseri* (Adult) von der Westtangente im Vergleich. Angegeben ist das Verhältnis der gemessenen Größen jeweils zur Zahnreihenlänge.

Schädel	*Castor*	Verhältnis	*St. eseri*	Verhältnis
Zr. L.	24,8/27	1	19	1
Bulla L.	16,8/16,8	0,7/0,6	19/18	1
Pm. L.	20/27,5	0,8/1	18/16	0,9
Diastema	33,5/45	1,35/1,6	38/32	2/1,6
Nasale B.	11/11,9	0,4/0,4	9	0,4
Nasale L.	39/46	1,6/1,7	34	1,8
Sch. B.	23,5/30	0.95/1,1	20,5	1,05
If. L.	12,2/12	0,5/0,4	26,6	1,4

Zr. Zahnreihe; L. Länge; B. Breite; Pm. Praemaxillare; If. Incisiv-Foramen; Sch. Schnauze

Bei *Castor* liegt im Basioccipitale eine Eintiefung vor, die nach Filhol (1879) und Friant (1937) bei *Steneofiber eseri* nicht vorkommt. Der Erhaltungszustand des vorliegenden Materials läßt eine Beurteilung dieses Merkmals nicht zu. Es ist allerdings zu bemerken, daß sich dieses Merkmal bei *Castor* stark mit dem jeweiligen Alter ändert: bei juvenilen Tieren ist das Basisoccipitale kaum eingetieft, während es bei adulten Tieren deutlich eingetieft ist.

4.3. Incisiven

Beschreibung. – Incisiven, Fragmente eingeschlossen, sind mit 67 Stücken häufig im Fundmaterial vertreten. Die Incisiven weisen nach rostral ein in Querrichtung leicht konvex gebogenes Schmelzband auf. Die Schmelzoberfläche ist glatt, bzw. ganz leicht gerieft, und das Schmelzband greift nur wenig nach lateral über (Abb. 4a). Ein Unterschied zwischen unteren und oberen Incisiven besteht nur in der Krümmung der Zähne nach rostral.

Der Querschnitt der Incisiven stellt ein fast gleichseitiges Dreieck dar, mit leicht konvexer Schmelzseite außen und zwei geraden (selten leicht konkaven) Dentinseiten lateral. Der innere Winkel ist spitzer als die Winkel an den Seiten des Schmelzbandes. Die Länge der rostralen Frontseite der Incisiven ist etwa so lang oder geringfügig länger als die lateralen Seiten, was sich aus den L/B-Diagrammen ablesen läßt (Abb. 5).

Bei der graphischen Auftragung der Werte für die Incisiven (Abb. 5; Tab. I) lassen sich zwei Punktwolken trennen: eine beinhaltet Zähne mit einer Länge von 4,9 bis 6 mm und einer Breite von 5 bis 7 mm, die andere ist heterogener und beinhaltet kleinere Zähne mit Längen von 2,3 bis 4 mm Länge und 4,3 bis 4,9 mm Breite. Der kleinste Incisiv mit 2,3 x 3,2 mm (SMNS 46261) gehört zu einem Kieferbruchstück eines juvenilen Tieres mit D4 und M1, die *Steneofiber eseri* zugeordnet werden können.

Diskussion. – Die beiden Gruppen in dem L/B-Diagramm (Abb. 5) deuten auf juvenile und adulte Zähne hin (vgl. Kap. 5.1.). Daß es keine Übergänge zwischen beiden Größengruppen gibt, läßt zunächst auch an das Vorhandensein eines Sexualdimorphismus denken. Ein solcher ist jedoch weder für den rezenten *Castor fiber* (Mayhew 1978) noch für *Steneofiber* aus Montaigu (Hugeney & Escuille 1996) bekannt und daher auch hier unwahrscheinlich.

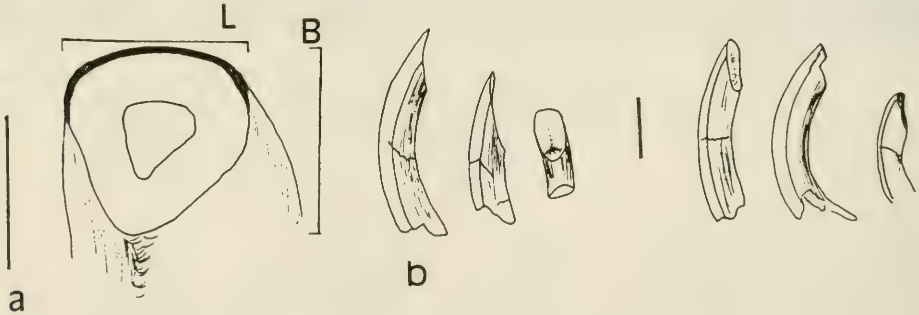


Abb. 4. Incisiven von *Steneofiber eseri* von der Westtangente.
a: Querschnitt durch einen Incisiv inf. Die Meßstrecken für Länge (L) und Breite (B) am Incisiv sind angezeigt. Balken = 5 mm; SMNS 46282.
b: laterale Ansichten verschiedener Incisivenbruchstücke des Unterkiefers. Balken = 1 cm. SMNS 46298; 46299; 46300.

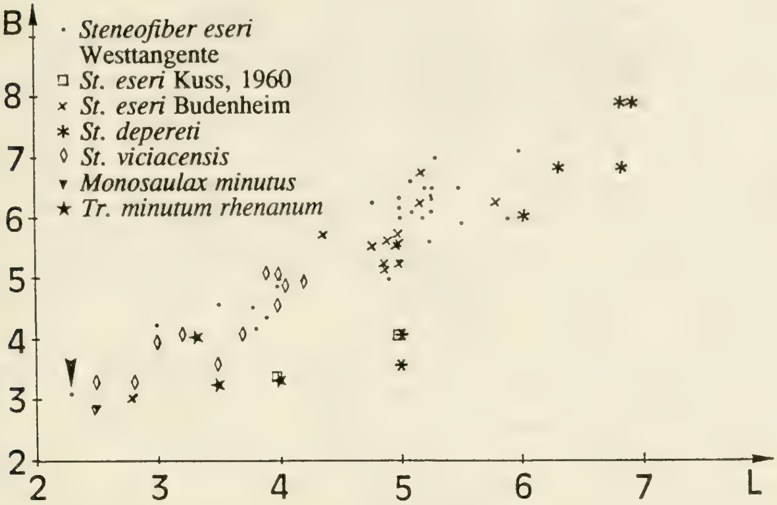


Abb. 5. L/B-Diagramm der Incisiven von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern. Die Meßstrecken sind in Abb. 4 angegeben. Die Werte fallen in zwei Gruppen, doch einer ist abgegrenzt (Pfeil; SMNS 46261), der zu einem Kieferbruchstück eines Jungtieres gehört.
Als Vergleichswerte sind eingezeichnet: *Trogontherium minutum rhenanum* (Franzen & Storch 1975); *Steneofiber depereti* (Crusafont et al. 1948; Messungen im NMB); *Monosaulax minutus* (nach Crusafont et al. 1948); *Steneofiber viciacensis* (Messungen im NMB).

Da die Incisiven der Biber ständig wachsen, ist eine starke Größenzunahme von juvenilen zu adulten Tieren möglich, wie Beobachtungen an rezenten Bibern zeigen. Messungen an oberen Incisiven von *Castor fiber* (SMF) mit zunehmendem Alter ergab folgende sukzessive Zunahme der L/B-Werte: 5 x 5,2; 5,2 x 5,9; 5,9 x 6,5; 7 x 7,9; 7 x 10; 9 x 10; 9,1 x 9,9.

4.4. Unterkieferzähne

P4 inf.

Beschreibung. – Der Praemolar ist subhypsodont – wie die anderen Backenzähne auch – und bildet eine mesiale und eine distale Wurzel aus. Die Grundform des Zahnes ist länglich-oval (unabgekaute Zähne) bis rechteckig (stärker abgekaute Zähne), also länger als breit (Abb. 6). Distal ist der P4 inf. breiter als mesial; dieser Unterschied wird mit zunehmender Usur geringer und verschwindet oftmals, wenn das Mesofossettid geschlossen ist. Dieser Breitenunterschied und die Einschnürungen von lingual und buccal geben dem Zahn seine charakteristische Form, die bei unabgekauten Keimen an eine 8 erinnert.

Der Zahn weist buccal ein Hypostriid auf, das von der Spitze nach cervical zieht und ca. 2–3 mm oberhalb des Schmelzansatzes endet (Abb. 6, 8, 9). Auf der Kaufläche bildet das Hypostriid das nach außen offene Hypoflexid. Dieses zieht auf der Kaufläche mit ca. 45° nach distal und wird mit zunehmendem Abkauungsgrad enger und geht weiter in die Kaufläche hinein. Wenn der Zahn sehr weit abgekaut ist und buccal kein Hypostriid mehr zu erkennen ist, bleibt auf der Kaufläche eine in sich

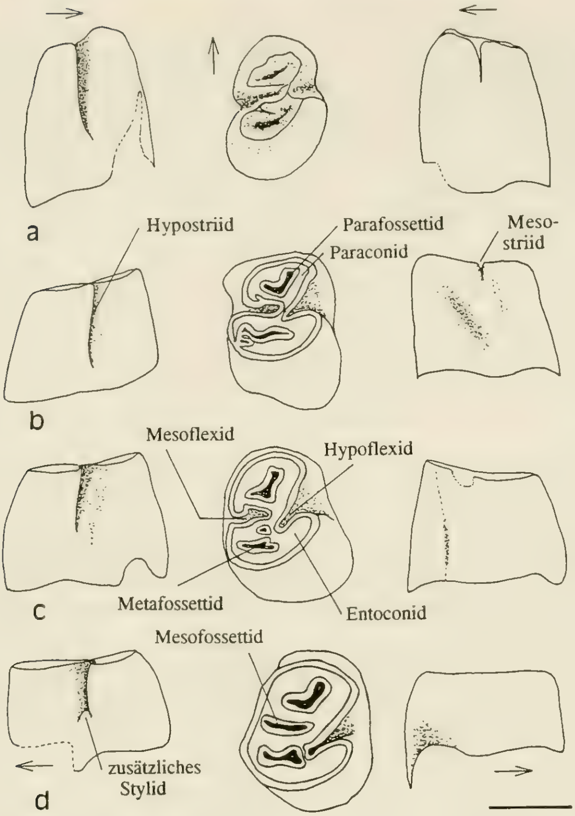


Abb. 6. *Steneofiber eseri*, P4 inf.; buccale, occlusale und linguale Ansicht verschieden weit abgekauter Zähne und Darstellung der morphologischen Begriffe nach Stirton (1935). Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: unabgekauter P dext., SMNS 46264; b: P dext., SMNS 46296-d; c: P dext., SMNS 46296-b; d: P sin., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46297-c.

geschlossene Schmelzinsel, das Hypofossettid, zurück. Es behält seine leicht schräge Lage in der Kaufläche bei.

Das Hypoflexid kann unterschiedlich ausgeformt sein: die Krümmung des mesialen Teils ist entweder leicht konvex oder leicht konkav, und an einigen Exemplaren fällt eine Einkerbung in der Nähe der Spitze des Protoconids auf (Abb. 7c, d), die nach cervical bis an die Basis des Hypostriids zieht. Bei einem Zahn existiert an der Basis des Hypostriids ein kleines, zusätzliches Stylid (Abb. 6d).

Auf der lingualen Seite des P4 inf. ist im obersten Kronenbereich ein Mesostriid zu erkennen, das sich auf die Kaufläche in das Mesoflexid öffnet. Die Länge des Mesostriids beträgt etwa 2,2 mm, was maximal bis zu einem Viertel der schmelztragenden Kronenhöhe entspricht. Das Mesoflexid liegt etwa in der Hälfte der Kauflächenlänge und zieht gerade bis ganz leicht nach mesial gebogen (konkav) in die Kaufläche. Es endet etwas mesial vor dem Ende des Hypoflexids, so daß die Spitzen von Meso- und Hypoflexid etwa in der Mitte der Kauflächenbreite (in mesio-distaler Richtung) übereinander liegen. In wenig abgekauten Zähnen liegen sich die Spitzen von Meso- und Hypoflexid etwa gegenüber und verschieben sich mehr und

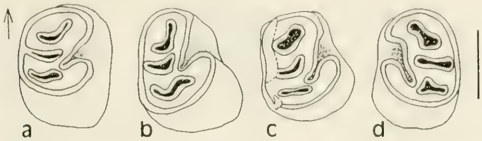


Abb. 7. Die Kauflächen von weiter abgekauten P4 inf. von *Steneofiber eseri*, die die Variabilität der Fossettiden und Ausprägung des Hypoflexids zeigen. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P dext., SMNS 46296-c; b: P dext., SMNS 46296-a; c: P dext., SMNS 46296-j; d: P sin., SMNS 46297-d.

mehr in der beschriebenen Weise gegeneinander, je weiter die Usur des Zahnes voranschreitet. Schon bei geringem Abkauungsgrad schließt sich das Mesoflexid, bleibt aber als gerade bis leicht gebogene Schmelzinsel, Mesofossettid, bis zur Zahnbasis erhalten.

An der Basis des Mesostriids befindet sich bei einigen Zähnen ein zusätzliches kleines Stylid (Abb. 8).

Neben diesen zunächst nach außen geöffneten Fossettiden sind zwei weitere zu beobachten: eine mesial und eine distal von Hypo- und Mesoflexid.

Das im mesialen Bereich liegende Parafossettid ist länglich, haken- bis nierenförmig und variabel in der Länge. Es liegt im mesialen Zahnbereich zentral, also etwa mit gleichem Abstand zum lingualen und buccalen Schmelzrand.

Das im distalen Bereich liegende Metafossettid ist länglich bis leicht gewellt und wird mit zunehmender Usur kleiner und länglich-oval. Selten ist es hakenförmig. In wenig abgekauten Zähnen kann das Metafossettid eine schwache Öffnung nach lingual zeigen (Abb. 8b).

Im abgekauten Zustand ist die Anordnung der Fossettiden beim Fundmaterial recht einheitlich. Bei wenig abgekauten Zähnen oder Zahnkeimen dagegen kann man verschiedene Morphotypen unterscheiden. Als Grundmorph werden die Zähne zusammengefaßt, bei denen die Fossettiden wie beschrieben vorliegen und es keine Verbindungen zwischen diesen gibt (Abb. 6, 7). Beim Zahnkeim des Grundmorphs nehmen Para- und Metafossettid den jeweils gesamten mesialen bzw. distalen Zahnbereich ein (Abb. 6a).

Als Morph A werden Zähne bezeichnet, deren Parafossettid sich nach mesial öffnet (Abb. 8). Trotz dieser Öffnung ist außen keine Kerbe zu erkennen, und die Öffnung liegt nicht lingual, wie bei *Castor*, so daß nicht von einem Parastriid gesprochen werden kann. Diese Zähne haben ein zusätzliches Stylid an der Basis des Mesostriids. Einen Sonderfall des Morphs A stellt ein Zahn (Abb. 8b) dar, der zusätzlich eine Verbindung zwischen Para- und Mesofossettid aufweist (SMNS 46296-h). Dieser Zahn vermittelt damit zwischen Morph A und Morph B, denn Morph B zeichnet sich durch eine Verbindung zwischen Meso- und Parafossettid aus (Abb. 9). Ein Zahn (SMNS 46296-e, Abb. 9c) kann ein abkaubedingtes Zwischenstadium zwischen Morph B und Grundmorph darstellen. Daneben treten einige Zähne auf, die eine Verbindung zwischen Hypo- und Mesoflexid zeigen und als Morph C bezeichnet werden (Abb. 9d). An diesen Zähnen ist es nicht so deutlich, daß sie nach mesial stärker konvex gebogen sind als nach distal, so daß die 8-Form nicht deutlich wird.

Zusätzliche Fossettiden treten bei unteren Praemolaren selten auf.

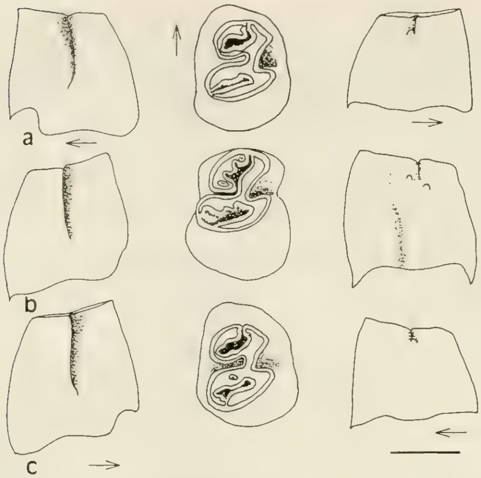


Abb. 8. P4 inf. von *Steneofiber eseri*, die als Morph A bezeichnet werden, weil das Parafossettid eine Öffnung nach mesial zeigt. Buccale, occlusale und linguale Ansicht; Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P sin., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46297-a; b: P dext., SMNS 46296-h; c: P dext., SMNS 46296-i.

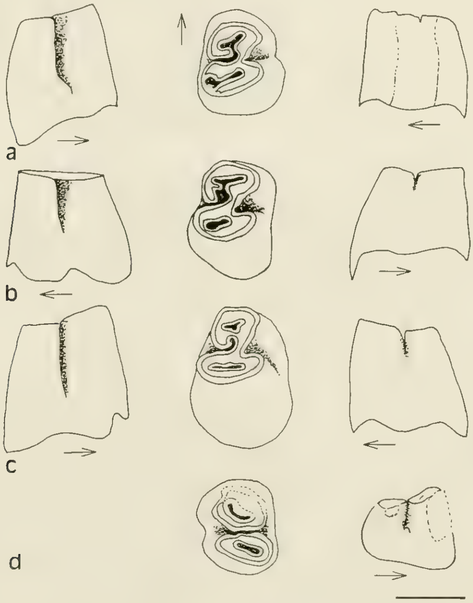


Abb. 9. P4 inf. von *Steneofiber eseri*. – a–c: Als Morph B bezeichnet, weil eine Verbindung zwischen Para- und Mesofossettid besteht. d: Als Morph C bezeichnet, weil eine Verbindung zwischen Hypoflexid und Mesoflexid besteht. Buccale, occlusale und linguale Ansicht. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P dext., SMNS 46296-f; b: P sin., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46297-b; c: P dext., SMNS 46297-e; d: P sin., SMNS 46280.

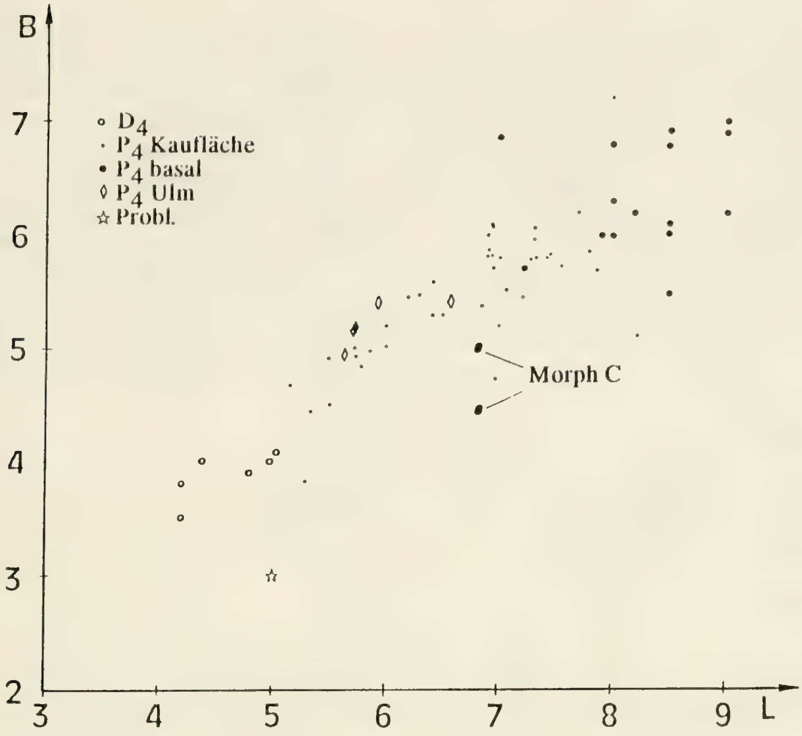


Abb. 10. L/B-Diagramm von D4 und P4 inf. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Probl. – Problematischer Zahn SMNS 46259.

Metrische Beschreibung. – Die L/B-Werte der P4 inf. streuen stark entlang der Längenwerte (Abb. 10). Bei Betrachtung der gesamten heterogenen Punktwolke fällt es schwer, eine Gruppe von Werten abzugrenzen, vor allem wenn man die Veränderung der L/B-Werte mit fortschreitender Usur berücksichtigt (Abb. 11a): alle Zähne werden länger und breiter.

Die verschiedenen Morphotypen sind nicht durch die Größe abgrenzbar. Nur die Werte der Zähne mit einer Verbindung zwischen Meso- und Hypofossettid liegen eng beieinander am unteren Rand der Punktwolke (Abb. 10).

Ein Zahn weicht jedoch aufgrund der geringen Größe von der Hauptgruppe ab, da er noch kleiner ist als die Milchzähne (vgl. Abb. 15; SMNS 46259) und auch morphologische Besonderheiten aufweist (4.7). Er kann daher nicht *Steneofiber eseri* zugeordnet werden.

Vergleichsmaterial. – Die *Steneofiber eseri* zugeordneten P4 inf. aus der Umgebung von Ulm aus dem SMNS entsprechen der gegebenen morphologischen Beschreibung, und die L/B-Werte fallen in die Punktwolke hinein (Abb. 10).

Diskussion. – Bei der Betrachtung der P4 inf. fällt die große Streuung der metrischen Werte auf. Da sich Zähne mit auffälligen Merkmalen, wie zusätzliches Stylid, Einkerbung am Hypostriid, zusätzlichen Fossettiden oder Verbindung zwischen Fossettiden, metrisch nicht deutlich von der Grundgesamtheit abgrenzen lassen, muß von einer großen metrischen Variabilität ausgegangen werden. Abzutrennen ist

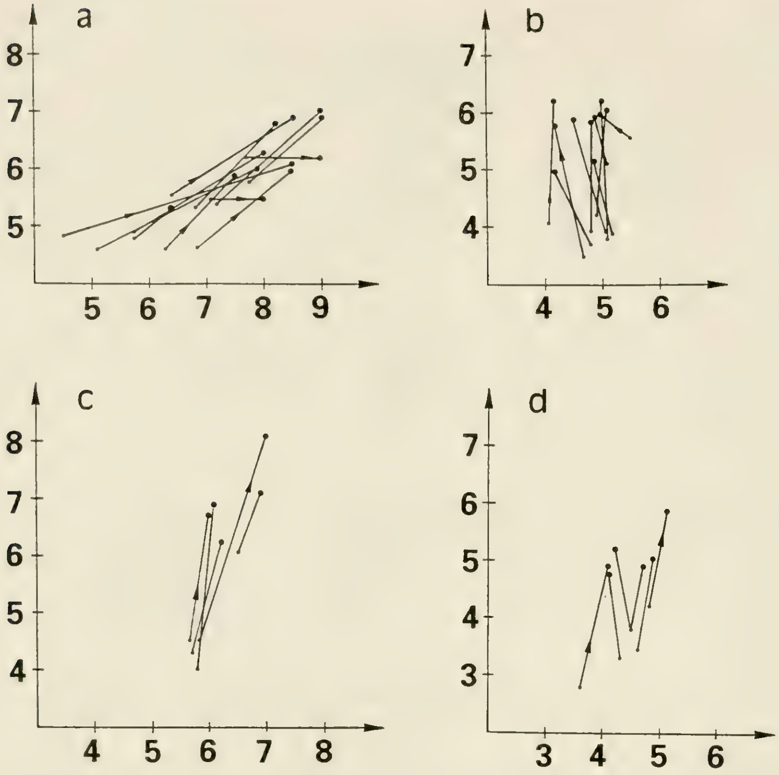


Abb. 11. Veränderung der L/B-Werte bei einigen Zähnen von *Steneofiber eseri* der Westtangente mit zunehmender Usur.
a: P4 inf.; b: M inf.; c: P4 sup.; d: M1/2 sup.

nur der Zahn, der kleiner als die übrigen D4 inf. ist (SMNS 46259; vgl. 4.7). Die Zähne des Morphes C liegen eng zusammen am unteren Rand der Punktwolke.

Die Veränderung der L/B-Werte von der Kaufläche zur Basis haben bisher nur Crusafont et al. (1948) für *St. depereti* deutlich aufgetragen, und diese Kurve und die hier dargestellte entsprechen sich im Verlauf.

Diese abkaubedingte Größenveränderung und die große Streuung der L/B-Werte zeigen die Problematik einer Art-Aufteilung von *Steneofiber* anhand der Größenwerte. Auch ein Vergleich mit Literaturwerten wird problematisch, wenn nur wenige Maße ungleich stark abgekauter Zähne angegeben sind.

Die genannten Morphotypen der P4 inf. sind nur an wenig abgekauten Zähnen zu erkennen. Es kann angenommen werden, daß bei allen Formen durch Usur das Erscheinungsbild des Grundmorphs entsteht. Die Variabilität ist im oberen Kronenbereich am stärksten. Dies könnte darauf hindeuten, daß evolutive Veränderungen an der Kronenspitze beginnen und nur an nicht bis wenig abgekauten Zähnen überprüft werden können.

Variationen in der Ausprägung der Fossettiden auf der Kaufläche sind auch bei *Castor fiber* vorhanden. In einigen Unterkiefermolaren treten Verbindungen zwischen Para- und Mesofossettiden auf (SMF 11060), und auch Mayhew (1979) zeigt die Variation des Fossettiden-Musters bei *Castor*.

D4 inf.

Beschreibung und Diskussion. – Es liegen 6 untere Milchzähne vor, wovon zwei zu einem Individuum gehören. Sie zeichnen sich durch die niedrige Kronenhöhe und die gespreizte Stellung der Wurzeln aus und sind kleiner als die P4 inf. (Abb. 10, 12). In der Grundform und in der Verteilung der Fossettiden entsprechen sie den P4 inf., doch einige D4 inf. sind auch unterhalb des Hypostriids eingekerbt. Die zwei Zähne desselben Individuums zeigen eine Verbindung zwischen Meso- und Parafossettid, und zwei isolierte Zähne weisen eine Verbindung zwischen Parafossettid und Hypoflexid auf.

Das Mesofossettid ist bei wenig abgekauten D4 inf. breiter als bei den adulten Zähnen. Auch der von Ziegler & Werner (1994) aus Lautern 2 abgebildete D4 inf. von *Steneofiber eseri* zeigt ein breites Mesofossettid.

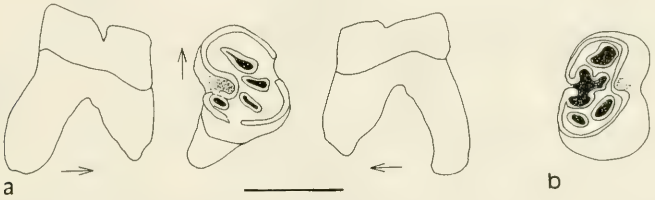


Abb. 12. D4 inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente.
a: buccale, occlusale und linguale Ansicht von D4 (SMNS 46291). Dieser Zahn ist stark abgekaut, und die Wurzeln sind weit gespreizt. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
b: Kaufläche von SMNS 46261, der mittelmäßig abgekaut ist.

M1/M2 inf.

Beschreibung. – Isolierte untere M1 und M2 sind morphologisch nicht zu unterscheiden. Die metrische Analyse von den durch die Kieferstellung bestimmten 23 M1 inf. und 18 M2 inf. zeigt, daß diese auch anhand der Größe nicht getrennt werden können (Abb. 13a, Tab. II).

Morphologisch sind die unteren Molaren durch die Wurzelstellung von den oberen zu unterscheiden. Alle Molaren weisen drei Wurzeln auf, eine breite, lange und zwei kurze, dünne. Bei M inf. ist die breite Wurzel parallel zum Hypofossettid am distalen Rand des Zahnes angeordnet, während sie bei M sup. entweder unter der Hypofossette liegt oder schräg dazu, aber niemals parallel (vgl. Kuss 1960). Außerdem ist bei den M sup. die Mesofossette immer deutlich gebogen, während das Mesofossettid bei M inf. gerade bis ganz leicht gebogen ist.

Die unteren Molaren sind in mäßig abgekautem Zustand fast quadratisch und etwas länger als breit; in stark abgekautem Zustand sind sie deutlich breiter als lang. Die Veränderung der Form von der Spitze nach basal verläuft von elliptisch über quadratisch zu rechteckig in der Breite.

Das Hypoflexid zieht lingual-distal in die Kaufläche und endet etwas distal von der Hälfte der Kauflächenlänge. Das Hypoflexid wird mit zunehmender Usur enger, aber verändert seine Lage und Form nicht. Als geschlossenes, leicht gebogenes Hypofossettid bleibt es bis zur Zahnbasis erhalten.

Das Mesoflexid ist zunächst nach lingual geöffnet und zieht gerade oder ganz leicht gebogen (nach mesial) in der Hälfte der Kauflächenlänge in diese hinein. Auch

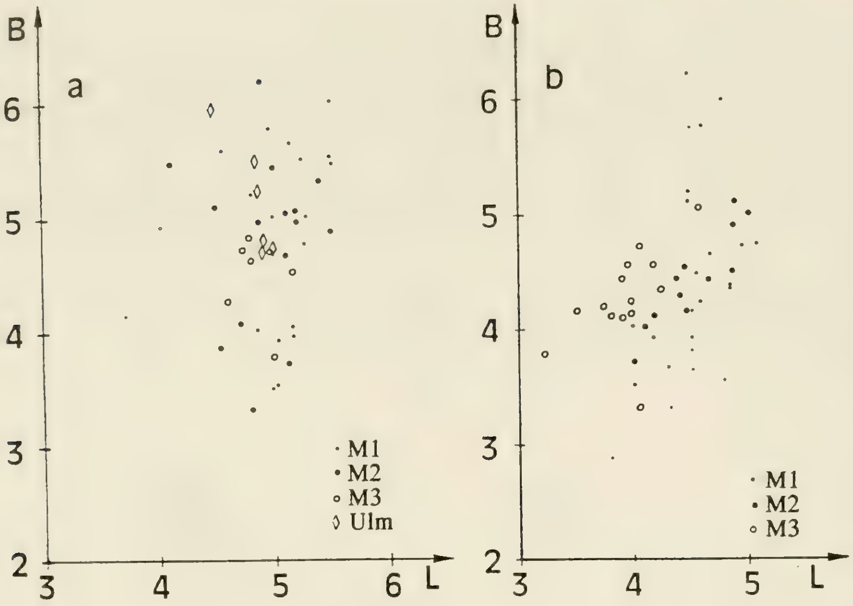


Abb. 13. a: L/B-Diagramm von M1, M2 und M3 inf. von *Steneofiber eseri* der Westtangente und Vergleichswerte von *St. eseri* von Ulm, SMNS.
b: L/B-Diagramm der M sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Die M3 sind geringfügig kleiner als die M1/2. M1 und M2 sind anhand der Größe nicht zu trennen.

diese Schmelzinsel verengt sich mit zunehmendem Abkauungsgrad und schließt sich. Das Mesostriid ist wie bei P4 inf. kurz und nimmt höchstens ca. ein Viertel der Kronenhöhe ein.

An der Basis des Metastriids treten bei einigen Molaren zusätzliche Stylide auf (Abb. 14a, b, e); diese sind nicht notwendigerweise einheitlich in einer Dentition vertreten.

Para- und Metafossettid sind länglich und z.T. nach mesial gebogen.

In nicht bis wenig abgekauten Molaren sind Para- und Metafossettid nach buccal hin nicht deutlich geschlossen (Abb. 14 a-d), doch lassen sich keine Parastriide finden. Es gibt jedoch Zähne, die ein kurzes Metastriid zeigen (Abb 14c).

Ein zweites mesiales Fossettid ist in wenig abgekauten Molaren zu erkennen, solange das Mesoflexid noch nicht geschlossen ist. Bei allen Molaren, deren Mesoflexid geschlossen ist, sind nur Para- und Metafossettid vorhanden. Zusätzliche Fossettiden im distalen Bereich sind selten.

Vergleichsmaterial. – Alle Molaren von *St. eseri* aus der Umgebung von Ulm aus dem SMNS entsprechen der gegebenen morphologischen Beschreibung und passen metrisch zu denen von der Westtangente (Abb. 13a).

Diskussion. – Die Punktwolke des L/B-Diagramms dehnt sich stärker entlang der Breite als entlang der Länge, was u.a. mit der beschriebenen Veränderung der Zähne mit zunehmender Usur zusammenhängt (Abb. 11b).

Anhand der L/B-Werte deutet sich eine mögliche Einteilung der Molaren in zwei Gruppen an (Abb. 13a). Ein Geschlechtsdimorphismus zur Erklärung des Phänomens ist, wie in Kap. 4.3. ausgeführt, nicht wahrscheinlich. Dabei wäre zu erwarten,

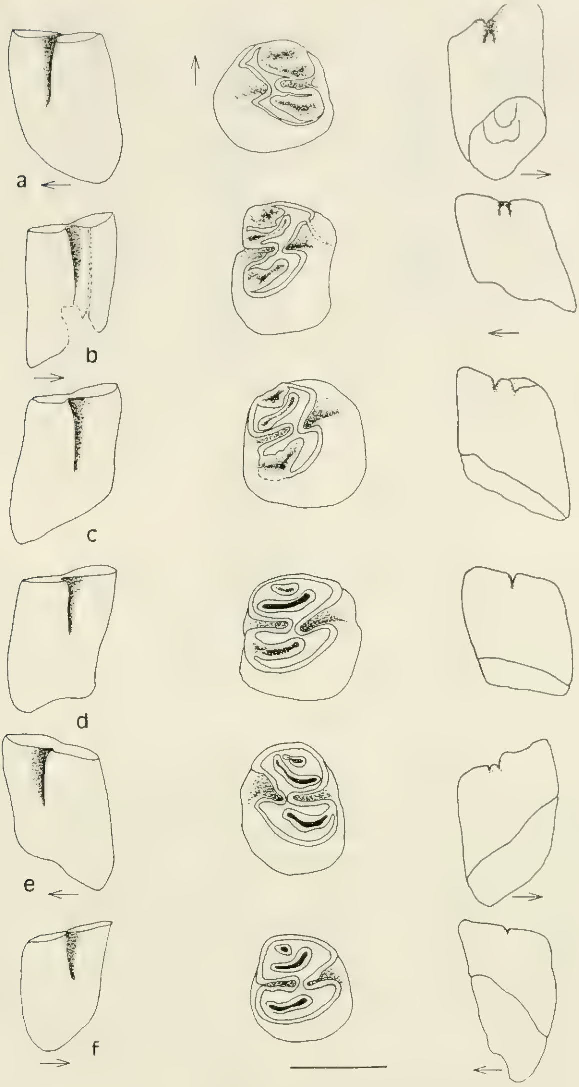


Abb. 14. Verschiedene Abkaustadien der M1 inf. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Buccale, occlusale und linguale Ansichten; Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm. a: M sin., SMNS 46340-e; b: M dext., SMNS 46340-a; c: M dext., SMNS 46340-d; d: M dext., SMNS 46340-m; e: M sin., SMNS 46341-e; f: M dext., SMNS 46341-a.

daß sich eine Größentrennung auch in anderen Zahnpositionen gleichermaßen deutlich zeigt. Die Größentrennung deutet vielmehr auf juvenile und adulte Tiere hin, denn in die Gruppe kleiner Molaren fallen die Jungtiere. Außerdem dominieren in dieser Gruppe nicht bis mittel abgekaute Zähne, während bei den großen Molaren stark und mittel abgekaute Zähne dominieren. Eine befriedigende Erklärung für die Größentrennung der M inf. steht aus, da gerade bei diesen kaum abgekaute Zähne häufig vertreten sind (vgl. Tab. 3), und somit im L/B-Diagramm eigentlich ein kontinuierliches Größenspektrum zu erwarten wäre.

Die verschiedenen Abkaustadien der untersuchten M inf. zeigen, daß sie zunächst neben Meso- und Hypoflexid 3 Fossettiden haben. Wenn die Zähne so weit abgekaut sind, daß das Mesofossettid geschlossen ist, verschwindet das mesial vom Parafossettid gelegene Fossettid. Dies zeigt, wie schwierig es ist, verschieden weit abgekaute Zähne zu vergleichen. Ähnliches gilt für das Auftreten kurzer Metastriide an einigen Molaren. Man müßte diese von den anderen, die kein Metastriid zeigen, trennen. Eine solche Trennung wäre allerdings nur für wenige unabgekaute Zähne möglich, denn die meisten vorliegenden Molaren sind zu weit abgekaut, um das Vorhandensein eines Metastriids zu überprüfen. An den weit abgekauten Zähnen bietet die Verteilung der Fossettiden keine Unterscheidungskriterien mehr. Da sich die Molaren mit erkennbarem Metastriid metrisch nicht von den anderen unterscheiden, werden sie nicht abgetrennt. In einem Unterkieferfragment (SMNS 46257) ist zu erkennen, daß der M2 inf. ein Metastriid zeigt, nicht aber M1 inf. Bei wohl zusammengehörenden Zähnen (SMNS 46255) ist es ebenso. Das läßt darauf schließen, daß dieses Merkmal innerhalb der Dentition nicht einheitlich ausgeprägt sein muß.

M3 inf.

Beschreibung und Diskussion. – Die M3 inf. sind zwar etwas schmäler als die anderen beiden Molaren, aber die Auftragung im L/B-Diagramm (Abb. 13) zeigt, daß ihre Unterscheidung anhand der Größe kaum möglich ist, auch wenn sie mit fortschreitender Usur nicht so breit werden wie M1/2 inf. Morphologisch lassen sich sonst keine Unterschiede beschreiben.

Zur Unterkieferzahnreihe

Im Unterkiefer ist der Praemolar deutlich länger als die Molaren (Abb. 15). Der Unterschied in der Formveränderung mit zunehmender Usur zwischen P4 inf. (wird länger und etwas breiter) und den Molaren (werden vor allem breiter) bedingt eine große Streuung in dem Längenverhältnis von P4 inf. zu M1, M2 oder M3 inf. Solche Verhältnisse zwischen verschieden weit abgekauten Zähnen und verschiedenen Arten zu vergleichen ist daher problematisch.

Bei der Beschreibung der P4 inf. wurde schon auf einen Morphotyp hingewiesen (Morph C), der eine Verbindung zwischen Meso- und Hypoflexid aufweist (Abb. 9d, 15). Bei zwei Molaren tritt dasselbe Phänomen auf. Ein Unterkieferfragment (Abb. 15b) zeigt, daß dieses Merkmal an einem Zahn auftreten kann und an anderen nicht, es ist also nicht einheitlich in der Dentition verteilt.

Crusafont et al. (1948) bilden einen Unterkiefer als *Castor vidali* n. sp. ab, der im P4 inf. eine Verbindung zwischen Hypo- und Mesoflexid zeigt, in den Molaren jedoch nicht. Die L/B-Werte dieses Unterkiefers liegen deutlich über denen für die von der Westtangente (Tab. 2), deshalb ist eine Zuordnung des vorliegenden Materials zu *Castor vidali* nicht möglich. Beim spanischen Material ist (nach der Abbildung von Crusafont et al. 1948) auch das Parafossettid des P4 inf. lateral offen, was beim vorliegenden Material nicht der Fall ist.

Aldana Carrasco (1992) stellt anhand von Material aus Torrents de Febulinas (MN 10) eine neue Bibergattung *Schreuderia* auf. Neben der Größe soll diese durch eine Verbindung zwischen Meso- und Hypostriid in den M1/2 inf. charakterisiert sein. Für M3 sup. wird eine Verbindung zwischen Para- und Hypostria gezeigt (Taf. 1, fig. 5). Größenmäßig passen die Zähne nach den angegebenen Werten zu *Palaeo-*

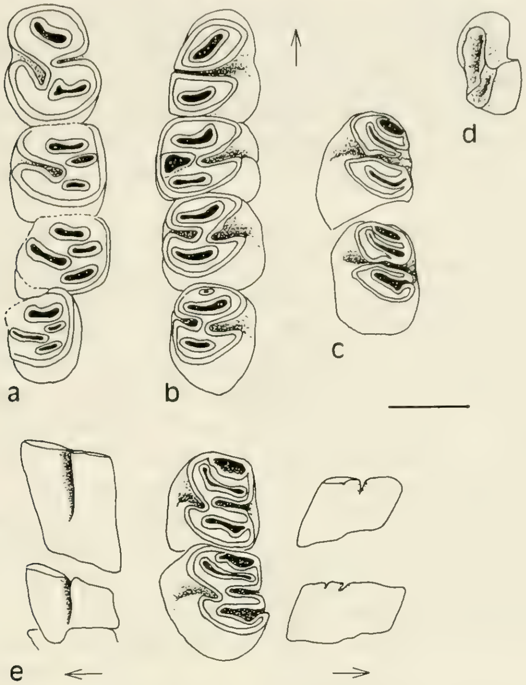


Abb. 15. Verschiedene Mandibularzähne von der Westtangente. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
a: Usierte Mandibularzahnreihe sin. von *Steneofiber eseri*, SMNS 46254.
b: Usierte Mandibularzahnreihe dext. von *Steneofiber eseri* mit P4, der dem Morph C entspricht. Dieser Unterkiefer zeigt, daß eine Verbindung von Hypo- und Mesofossettid nicht einheitlich an allen Zähnen der Dentition auftreten muß. SMNS 46256.
c: M1, M2 inf. sin. von *Steneofiber eseri*, die eine Verbindung zwischen Hypo- und Mesostriid zeigen, wie es Morph C entspricht. SMNS 46279.
d: Castoridae indet., P4 inf. dext. Dieser Zahn ist deutlich kleiner als die D4 inf. von *Steneofiber eseri* und weicht auch morphologisch von *St. eseri* ab. SMNS 46259.
e: *Steneofiber eseri*, M1, M2 inf. sin. eines juvenilen Tieres. Die Molaren sind eher rechteckig als quadratisch, und der Kiefer ist sehr zart und klein (vgl. Taf. 1 Fig. 2), SMNS 46257.

mys depereti, doch gehen Hypostria/iid „hasta la base del molar o muy cerca de ella" (ALDANA CARRASCO 1992: 102).

Tab. 2. L/B-Werte von *Castor vidali* CRUSAFONT et al. (1948) und einigen anderen Zähnen mit einer Verbindung zwischen Meso- und Hypofossettid.

	Coll. GUERIN *Castor vidali* Nr. 58	SMNS *St. eseri* (46256)	SMNS *St. eseri* (46279)	BSP *P. jaegeri* (1956 I 532)
P4	11,61–12,08x9,20–9,28	6,81x4,44	Keim	11,1x ca. 8
M1	7,00–7,42x7,99–8,22	4,83x5,20	5,14x3,82	
M2	7,82–7,37x7,99–7,76	4,89x4,93	4,74x3,54	
M3	8,20x6,62	4,99x4,66		
Zr. L.		31,5	24	

Zr. L. Zahnreihenlänge; alle Angaben in mm.

Das Auftreten einer Verbindung zwischen Hypo- und Mesofossettid bei P4 inf. oder bei unteren Molaren im Material der Westtangente deutet darauf hin, daß es sich hierbei um eine seltene und nicht einheitlich in der Dentition auftretende Variante handelt. Diese tritt auch bei Molaren von *Castor fiber* auf (SMF 38387), und kann ebenso an P4 inf. von *Palaeomys castoroides* beobachtet werden (BSP 1956 I 532). Eine systematische Bedeutung kann diesem Merkmal daher wohl kaum zukommen.

Jungtier. – Ein Unterkieferfragment (Abb. 15, Taf. 1, Fig. 2; SMNS 46257) weicht durch die Kombination seiner Merkmale von den anderen Funden ab. Der Mandibelast ist im Vergleich zu den anderen dünn und zierlich. Beide Molaren (M1 inf. mit 5,23 x 3,96 mm und M2 inf. mit 5,23 x 3,96 mm) sind rechteckig. Das distale Metaflexid ist bei M2 nach buccal geöffnet, und außen läßt sich ein kurzes Metastriid beobachten. Beim M1 inf. hat sich das Metafossettid gerade vom äußeren Rand abgeschnürt, das begrenzende Schmelzband steht aber noch mit dem äußeren in Verbindung. Para- und Metafossettid sind lang. An der Basis des Metastriids befindet sich beim M1 inf. ein zusätzliches Stylid. Metrisch passen diese Molaren zu den anderen M inf. der Gruppe kleinerer Zähne, und der Incisiv paßt metrisch auch zu denen anderer Jungtiere, so daß man davon ausgehen kann, daß es sich um ein Jungtier handelt. Auch der in Relation zu den anderen Funden zierliche Mandibelast läßt auf ein Jungtier schließen, denn HUGUENEY & ESCUIELLE (1995) zeigen, daß der Mandibelast vom juvenilen *Steneofiber* deutlich kleiner ist als der von Adulttieren.

Es liegt noch ein zweiter Mandibelast vor, der einem Jungtier zuzuordnen ist (SMNS 46245).

4.5. Oberkieferzähne

P4 sup.

Beschreibung. – Unabgekaute Zähne sind leicht oval und werden mit fortschreitender Usur erst quadratisch und dann rechteckig, breiter als lang. Der mesiale Rand des oberen Praemolaren ist leicht konvex gebogen, aber nicht so stark wie bei den P4 inf.

Der Hypocon endet, besonders bei wenig abgekauten Zähnen, gegenüber dem P4 inf. relativ spitz nach disto-lingual zeigend. Die linguale Hypostria zieht von der Spitze über mehr als die Hälfte der Kronenhöhe wurzelwärts. Der Hypoflexus schneidet mit spitzem Winkel auf der Kaufläche ein und läuft nach mesio-buccal, aber reicht höchstens bis zur Hälfte der Kauflächenbreite. Er ist nur bei kaum abgekauten Zähnen weit geöffnet, wird mit zunehmender Usur schnell schmäler und krümmt sich nach mesial.

Etwa in der Hälfte der Kauflächenlänge zieht von buccal der Mesoflexus konvex nach mesial gebogen auf der Kaufläche nach disto-lingual, so daß im mittleren Zahnbereich Meso- und Hypoflexus in mesio-buccal – disto-lingualer Richtung, also diagonal im Zahn, nebeneinander liegen. Bei stark abgekauten Zähnen ist die Mesofossette weniger gekrümmt (Abb. 16), und die räumliche Nähe zwischen Meso- und Hypofossette verliert sich.

Im Gegensatz zu den unteren Praemolaren konnten bei P4 sup. an der Basis der Metastriae keine zusätzlichen Styli beobachtet werden. Die ca. 1,5 – 2 mm lange Mesostria zieht über höchstens ein Viertel der Kronenhöhe nach basal.

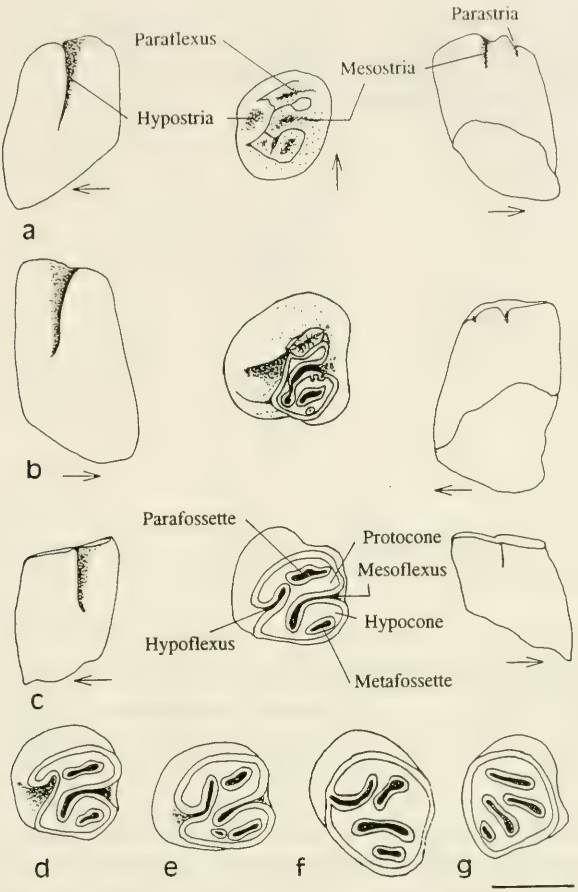


Abb. 16. P4 sup. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente und Darstellung der morphologischen Begriffe nach Stirton (1935).
a–c: linguale, occlusale und buccale Ansichten, d-g: Kauflächen verschieden weit abgenutzter Zähne. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P sin., SMNS 46310-f; b: P dext., Kaufläche invers gezeichnet, SMNS 46310-d; c: P sin., SMNS 46310-g; d: P sin., SMNS 46270; e: P sin., SMNS 46287; f: P dext., invers, SMNS 46289; g: P sin?, stark usiert, SMNS 46290.

Die Parafossette ist länglich bis leicht oval und schließt sich in mesio-buccaler Richtung an den Hypoflexus an. Bei Zahnkeimen und wenig abgekauten Zähnen liegt die Parafossette in direkter Verlängerung an der Spitze des Hypoflexus, aber mit zunehmendem Abkauungsgrad verändert sich ihre Lage zueinander. Die Spitze des Hypoflexus zieht weiter nach mesial, und durch die zunehmende Krümmung des Hypoflexus und die stärkere mesio-distale Ausrichtung der Parafossette kommen die beiden dichter nebeneinander zu liegen. In anderen Fällen bleibt die Parafossette mesial und leicht lingual von der Hypofossette. An 2 unabgenutzten Zahnkeimen (Abb. 16a, b) sind buccal kurze Parastriae zu beobachten.

Die Metafossette ist länglich oval und verändert sich durch die verschiedenen Usurstadien kaum. Sie liegt am distalen Rand und deutlich näher am lingualen als am buccalen Rand.

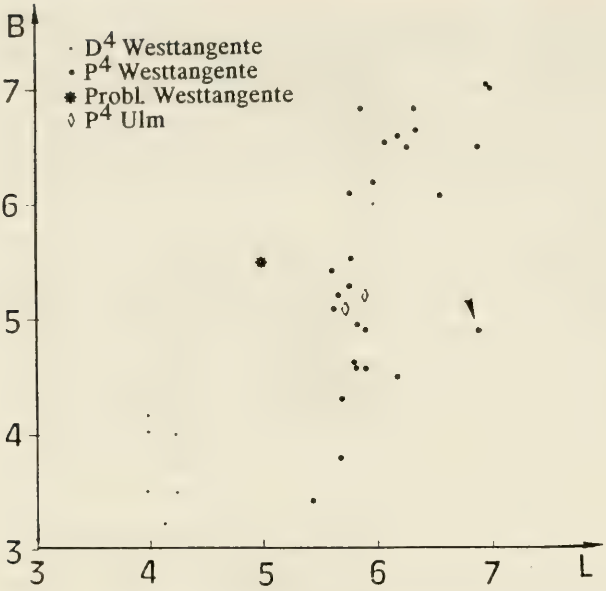


Abb. 17. L/B-Diagramm der D4 und P4 sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Zwei Zähne fallen aus der allgemeinen Punktwolke heraus:
Probl. – Problematischer Zahn, SMNS 46345, der zwar im Breitenwert zu den anderen paßt, aber kürzer ist und einem nicht bestimmten Castoriden zuzuordnen ist.
SMNS 46295 – Der Pfeil markiert die aberrante Form von *Steneofiber* cf. *eseri* (vgl. 4.7).

Neben den beschriebenen Fossetten gibt es im Gegensatz zum unteren Praemolaren häufiger zusätzliche Fossetten: im mesialen Bereich 1 und im distalen Bereich 1 bis 2. Die zusätzlichen Fossetten sind klein, in ihrer Lage variabel und verschwinden mit zunehmender Usur, bevor sich die Mesofossette geschlossen hat.

Metrische Beschreibung. – Das Diagramm der L/B-Werte der oberen Praemolaren zeigt eine heterogene Punktwolke (Abb. 17), aus der zwei Zähne herausfallen, die abgesondert werden (vgl. Kapitel Problematika):

- SMNS 46345, der zwar im Breitenwert zu den anderen paßt, aber kürzer ist (vgl. 4.7), und einen Castoriden indet. darstellt.
- SMNS 46295, der länger ist. Alle Zähne dieses Oberkiefers zeichnen sich durch eine stärkere Runzelung der Ränder der Fossetten und durch eine größere Zahl kleiner, zusätzlicher Fossetten aus. Dieses Fundstück wird als aberrante Variation von *Steneofiber* cf. *eseri* aufgefaßt (vgl. 4.7).

Die P4 sup. werden mit zunehmender Usur zunächst quadratisch (Abb. 11c) und dann etwas breiter als lang. Die Veränderung der L/B-Werte von der Kaufläche zur Basis verläuft für die untersuchten Zähne der Westtangente einheitlich.

Vergleichsmaterial. – Die zu *Steneofiber eseri* gestellten Zähne aus der Umgebung von Ulm entsprechen der gegebenen morphologischen Beschreibung. An einem Oberkiefer (SMNS 46223) fallen an den mäßig abgekauten P4 sup. auf, daß die Parafossetten nach buccal geöffnet sind (Abb. 22b).

Diskussion. – Die L/B-Werte der P4 sup. streuen im Gegensatz zu denen der P4 inf. stärker in der Breite als in der Länge. Die Veränderung der L/B-Werte von

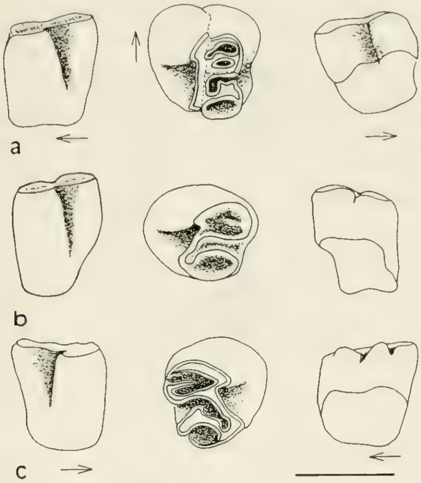


Abb. 18. D4 sup. von *Steneofiber eseri*. Balken = 5 mm.
a: D4 sin., Mesostria ist bis zur Kronenbasis hin eingekerbt, SMNS 46311-a; b: D4 sin., SMNS 46311-c; c: D4 dext., kurze Metastria ist zu erkennen, SMNS 46311-b.

der Kaufläche zur Basis hin stimmt in der Richtung mit der von Crusafont et al. (1948) für *St. depereti* gezeichneten überein.

Die oberen Praemolaren sind in Bezug auf die Anzahl der Fossetten variabler als die unteren, in Bezug auf zusätzliche Styli und Form des Hypoflexus dagegen nicht.

Crusafont et al. (1948) und Lavocat (1951) geben für den oberen Praemolaren von *Steneofiber* zwei äußere Striae an. Bei dem vorliegenden Material der Westtangente konnten nur an zwei isolierten P4 sup. zwei äußere Striae, nämlich Meso- und Parastria, beobachtet werden (Abb. 16a, b). Auch beim Vergleichsmaterial vom Eselsberg ist ein Maxillarfragment vorhanden, dessen P4 sup. Parastriae aufweisen (Abb. 22). Alle anderen Zähne sind zu weit abgekaut, um dieses Merkmal zu überprüfen.

D4 sup.

Beschreibung und Diskussion. – Bei 6 Zähnen handelt es sich um D4 sup., wie durch die niedrigen Kronen angezeigt wird (Abb. 18). In ihrer Morphologie entsprechen sie den P4 sup. Der Längenunterschied zwischen D4 sup. und P4 sup. ist größer als zwischen D4 inf. und P4 inf.

M1/M2 sup.

Beschreibung. – Von der Westtangente liegen 23 durch ihre Stellung in Kieferbruchstücken definierte M1 sup., 16 M2 sup. und 17 lose M 1/2 sup. vor. Morphologisch sind obere M1 und M2 nicht zu trennen. Sie sind fast quadratisch, eher etwas breiter als lang. Auch die oberen Molaren verändern ihre Form mit fortschreitender Usur: die Keime sind länglich-oval, werden stärker quadratisch und mit fortschreitender Usur rechteckig, mit größerer Breite als Länge (Abb. 11c).

Die Ausbildung des Hypo- und Mesoflexus entspricht im wesentlichen dem von P4 sup. (Abb. 19). Einige Molaren haben einen zusätzlichen Stylus an der Basis der

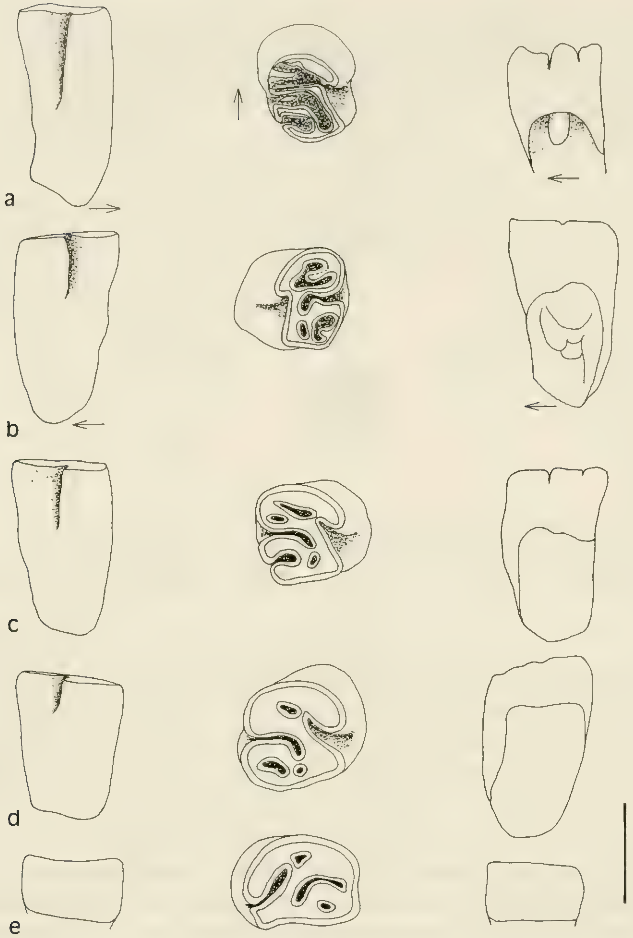


Abb. 19. Verschieden weit abgekaute M1/2 sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: M dext., SMNS 46342-a; b: M sin., SMNS 46342-c; c: M dext., SMNS 46342-d; d: M dext., SMNS 46342-g; e: M sin., SMNS 46342-j.

Mesostria. Charakteristisch für die oberen Molaren ist die starke Krümmung des Mesoflexus.

Im mesialen Zahnbereich liegt eine längliche, buccal-lingual ausgerichtete Parafossette. Diese ist bei einigen wenig abgekauten Exemplaren gegabelt und bei stärker abgekauten Zähnen länglich bis leicht oval.

Die Metafossette liegt ziemlich distal und ist in stärker abgekauten Zähnen länglich-oval und klein. In Zahnkeimen ist eine Öffnung der Metafossette nach buccal zu beobachten. Diese Öffnung ist flach und bleibt bei beginnender Abnutzung des Zahnes nur für kurze Zeit bestehen. Neben diesen Fossetten tritt im mesialen als auch distalen Bereich bei einigen Zähnen eine zusätzliche kleine, rundlich-ovale Fossette auf.

Betrachtet man die L/B-Werte der durch Kieferstellung definierten M1 sup. und M2 sup. ergeben sich heterogene Punktwolken (Abb 13b), die besonders in den

Breitenwerten streuen. Eine Trennung von M1 und M2 sup. ist anhand der Größe nicht möglich.

Vergleichsmaterial. – Das vorliegende Vergleichsmaterial aus der Umgebung von Ulm aus dem SMNS entspricht der gegebenen Beschreibung.

Diskussion. – Die Auftragung der L/B-Werte ergibt für die oberen Molaren eine heterogene Punktwolke, aus der eine Gruppe von großen Zähnen herausfällt. Diese sind stark abgekaut, wodurch sich die Breiten-Werte erklären lassen.

M3 sup.

Beschreibung. – Die M3 sup. können von den anderen Molaren unterschieden werden, da sie eine leicht dreieckige Form besitzen (Abb. 20). Dabei ist der mesiale Rand durch den Kontakt zu M2 sup. wenig konvex gekrümmt, der distale Rand dagegen ist etwas länger nach distal ausgezogen und bildet die Spitze des Dreiecks.

Der Hypoflexus liegt im Gegensatz zu den anderen Zähnen im mesialen Drittel und zieht nach mesio-buccal bis höchstens zur Hälfte der Kauflächenbreite in den Zahn hinein. Der Hypoflexus ist bei allen vorliegenden Abkaustadien schmal und nicht eingekerbt. Der Mesoflexus zieht in nicht oder nur wenig abgekauten Zähnen von buccal in einem Bogen nach distal, wo er leicht zur lingualen Seite hin verschoben nach außen offen ist, so daß der distal-buccale Bereich des Zahnes zunächst abgeschnürt erscheint (Abb. 20b). Die distale Verbindung vom Mesoflexus nach außen schließt sich sehr schnell, und beim vorliegenden Material kann keine distale Stria erkannt werden.

Die Metafossette nimmt bei einigen wenig abgekauten Zähnen (Abb. 20b) den distalen, durch den Mesoflexus abgeschnürten Zahnbereich ein. Bei anderen Zähnen gibt es im distalen Bereich zwei kleine Fossetten, die eine schmale Öffnung nach außen aufweisen, aber dort keine Stria ausbilden. Mit zunehmender Usur, wenn sich der Mesoflexus schließt, wird die Metafossette kleiner, bleibt aber als rundlich-ovale Schmelzinsel erhalten. Im mesialen Bereich treten 1 oder 2 Fossetten auf. Die Parafossette liegt in der Verlängerung des Hypoflexus und damit – im Gegensatz zu den anderen Zähnen – nicht mesial vom Hypoflexus.

Diskussion. – Die L/B-Werte für M3 sup. sind homogener als für die anderen Zähne, aber es liegen weniger Daten vor. Der M3 sup. ist etwas kürzer als die anderen oberen Molaren und in der Verteilung und Anzahl der Fossetten recht variabel.

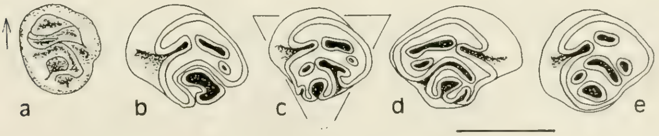


Abb. 20. Kauflächen verschieden weit abgekauter M3 sup. von *Steneofiber eseri* der Westtangente mit Darstellung der Ausrichtung der Dreiecksform in c. Die Variabilität in der Verteilung und Form der Fossetten wird deutlich. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
a: M dext., SMNS 46339-h; b: M sin., SMNS 46339-c; c: M sin., SMNS 46339-b; d: M dext., SMNS 46339-a; e: M sin., SMNS 46339-e.

Zur Oberkieferzahnreihe

Die Maxillarzahnreihe ist etwas kürzer als die Mandibularzahnreihe. Der Praemolar ist jeweils der längste Zahn, aber im Oberkiefer ist er in Relation zu den jeweiligen Molaren nicht so deutlich verlängert wie im Unterkiefer (Abb. 21). Unterschiede zu den Castoridae indet. (Abb. 22) werden deutlich.

Jungtier. – Zwei Schädelfragmente mit D4 sind sehr klein (Taf. 1, Fig. 3; SMNS 46245, 46251). Die Zahnreihe mißt in einem Fall 17 cm im Gegensatz zu 19–23,5 cm bei den anderen Oberkiefern. Zunächst ist man geneigt, diese beiden Schädelfragmente aufgrund ihrer Kleinheit von den anderen abzugrenzen, doch die Molaren passen metrisch zu den übrigen Molaren. Da auch die Incisiven beider Oberkiefer in

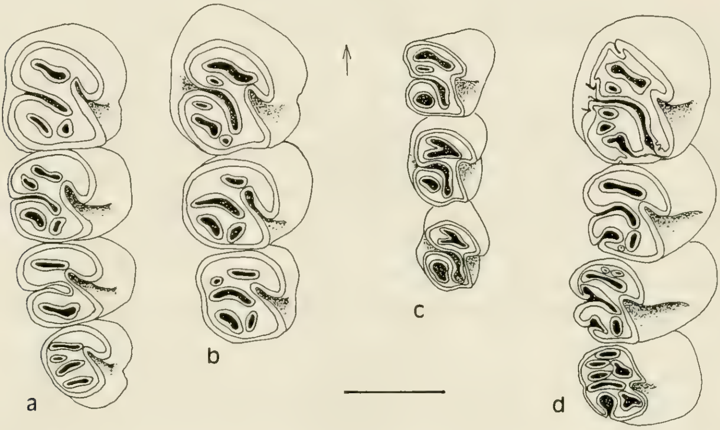


Abb. 21. Einige Maxillarzahnreihen von *Steneofiber* der Westtangente. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: *Steneofiber eseri*, P4-M3 sup. dext., SMNS 46248; b: *Steneofiber eseri*, P4-M2 sup. dext., SMNS 46242; c: *Steneofiber eseri*, juveniles Tier, D4-M2 sup. dext., SMNS 46245; d: *Steneofiber* cf. *eseri* aberrante Form, P4-M3 sup. dext., die einen deutlich größeren P4 sup. als die anderen zeigt, der auch zusätzliche Striae auf der buccalen Seite zeigt. SMNS 46295.

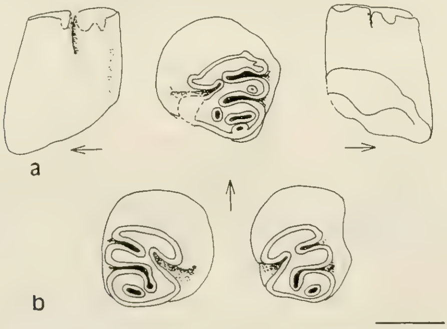


Abb. 22. Problematische Biber. Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P4 sup. dext. eines Castoriden indet. von der Westtangente, SMNS 46345; b: P4 sup. dext. und sin. von *Steneofiber eseri* vom Eselsberg, der auch bei deutlicher Abnutzung eine Öffnung der Parafossette nach außen zeigt; SMNS 46223.

die Gruppe mit kleinen Werten fallen, und die D4 eine gespreizte Wurzelstellung andeuten, handelt es sich um Milchdentitionen.

In der Anordnung der Fossetten und Striae weichen die Zähne nicht von den anderen der Westtangente ab. Der P4 sup. ist rechteckig und entspricht der morphologischen Beschreibung von *St. eseri*.

4.6. Postcraniales Material

Von *Steneofiber eseri* liegt von der Westtangente auch postcraniales Material vor, allerdings keine vollständigen Knochen. Als isolierte Knochen sind vorhanden:

Linkes Scapulafragment (SMNS 46234). – Da der Knochen fragmentiert ist, kann weder seine Länge noch Breite bestimmt werden. Die Spina scapulae ist gebrochen und erscheint daher flach. Am distalen Ende ist der Acromion-Fortsatz abgebrochen. Die vorhandenen Strukturen der Scapula ähneln denen der Scapula von *Castor*.

Gesamthöhe des Fragments: 38 mm.

Linkes Femurfragment (SMNS 46227). – Dieses proximale Fragment ist besonders im Bereich des Trochanter major zerbrochen, dieser ist dennoch genauso hoch wie der Femurkopf. Der Trochanter minor ist ausgebildet.

Rechter Astragalus (SMNS 46228). – Die proximale Gelenkrolle steht schräg zur Knochenachse; das Collum talus ist lang und deutlich; die Facies articularis calcanei ist schmal nierenförmig.

Der Astragalus ähnelt dem von *Castor*, ist aber kleiner und weicht in folgenden Merkmalen ab:

- die proximale Gelenkrolle steht schräger zur Knochenachse;
- die distale Knochenachse ist weniger gekrümmt;
- die Gelenkfläche auf der Knochenachse ist bei *Castor* größer und in direkter Verbindung zur distalen Gelenkrolle, bei *Steneofiber* ist die Gelenkfläche auf der Knochenachse rundlich und vom distalen Gelenk abgesetzt;
- die proximale Gelenkrolle zieht bei *Steneofiber* stärker auf die ventrale Seite hinüber.

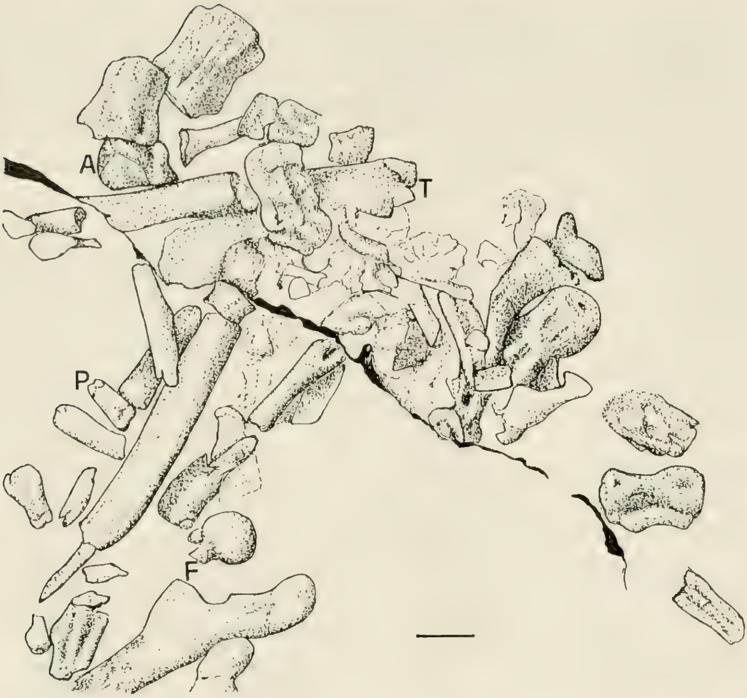
Länge: 16,2 mm; größte Breite an proximaler Gelenkrolle: 10 mm.

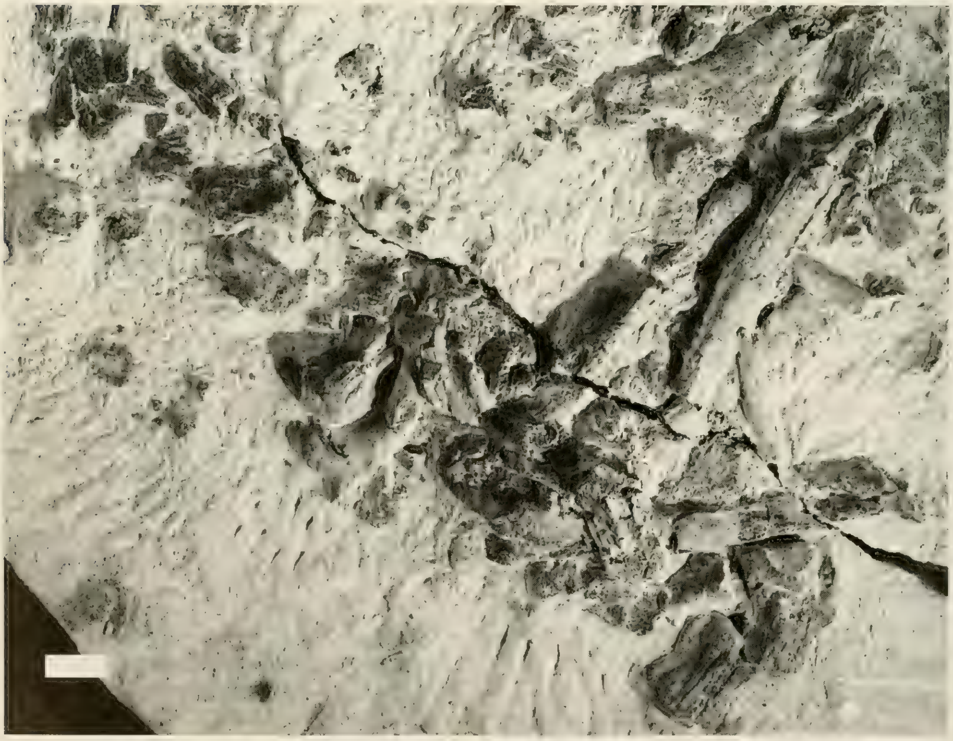
Außerdem liegen Platten mit gebrochenen Biberknochen vor, wie in Abb. 23 und 24 als Beispiel dargestellt.

4.7. Problematische Formen

Steneofiber cf. *eseri* – aberrante Variante

Ein Fundstück (Abb. 25; SMNS 46295) fällt durch einige ungewöhnliche Merkmale auf. Die Zähne sind bei wenig abgekautem Zustand im Vergleich zu den anderen Funden relativ groß. Die Grundform der Zähne entspricht der gegebenen Beschreibung, nicht aber die Verteilung der Fossetten und Striae. Am P4 sup. gibt es neben Hypo- und Mesostria noch drei weitere: ein kurzes nach mesio-buccal, ein längeres distal neben der Mesostria und ein langes proximal neben der Mesostria (Abb. 21d). Die beiden letztgenannten Striae sind lateral als dünne Kerben zu erkennen und sind beide länger als die Mesostria. All diese drei Striae öffnen sich auf der Kaufläche in eine kleine Fossette. Die Mesofossette zieht gebogen bis an den distalen Zahnrand und öffnet sich distal. Bei M1 und M2 sup. öffnet sich der Metaflexus nach disto-buccal.


A
T
P
F



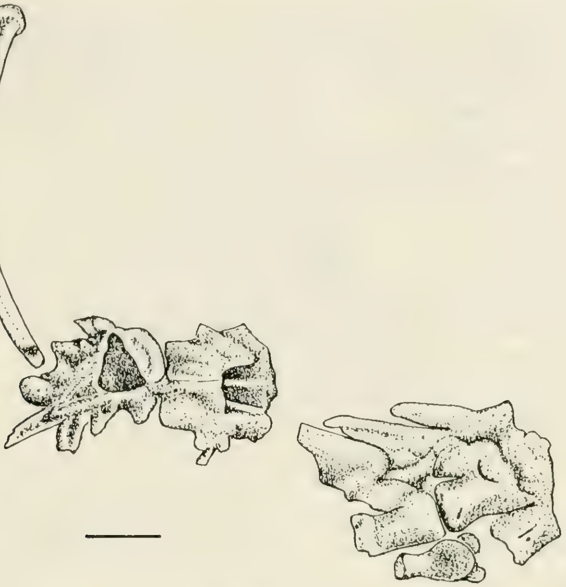


Abb. 24. Einige Brustwirbel und eine Rippe von *Steneofiber eseri* von der Westtangente. SMNS 46293. Balken = 1 cm.

Die Unterkieferzähne entsprechen metrisch den anderen der Westtangente und sind auch morphologisch nicht abzutrennen. P4 inf. weist allerdings eine Besonderheit auf: das Parafossettid öffnet sich mesial in eine dünne, ca. 4,5 mm lange Kerbe. Dieses Phänomen konnte vor allem bei Zähnen aus Budenheim beobachtet werden, und eine Öffnung des Parafossettids nach mesial tritt auch bei einigen P4 inf. von der Westtangente auf. Bei einigen Zähnen von *Palaeomys* tritt im linguo-mesialen Bereich eine Kerbe auf, die jedoch nicht auf eine Öffnung der Parafossettide zurückgeht, denn diese ist lingual in ein Parastriid geöffnet.

Der P4 sup. fällt mit seinem L/B-Wert aus der Punktwolke der anderen Biber heraus und läßt sich auch keiner der zum Vergleich herangezogenen Arten zuordnen (Abb. 36). Es muß aber festgestellt werden, daß die Molaren in den L/B-Werten nicht von den anderen *Steneofiber eseri* der Westtangente abweichen. Es wird sich also um eine aberrante Variante handeln.

Nicht nur in der Dentition, sondern auch im postcranialen Skelett weicht dieses Stück von den anderen Funden der Westtangente ab. Die Epiphysen der Langknochen sind abgebrochen, was darauf hindeutet, daß die Epiphysen noch nicht geschlossen waren und es sich somit um ein juveniles Individuum handelt. Der geringe Abnutzungsgrad der Zähne unterstreicht dies. Die juvenilen Knochen sind größer als die anderen Biberknochen, deren Epiphysen verwachsen sind und somit von adulten Tieren stammen. Dies legt die Abtrennung dieses Fundes nahe. Andererseits wurde schon auf die große metrische Variabilität der Zähne hingewiesen, die

---

Abb. 23. Postcraniales Bibermaterial in der für die Westtangente typischen Erhaltung. SMNS 46292. Balken 1 = cm.
A – Astragalus; F – Femur; P – Phalange; T – Tibia.

sicherlich auch für die Knochen gilt, und von *Castor* ist bekannt, daß immer wieder Zahnanomalien auftreten (PIECHOCKI 1977a). Daher wird dieses Fundstück als aberrante Mutante von *Steneofiber eseri* aufgefaßt.

Folgendes läßt sich an dem Fundstück beobachten (Abb. 25):

- die verdrückte Bulla erscheint rundlich;
- die Hinterhauptscondylen sind zu erkennen, sie sind breiter als lang;
- die beiden Gelenkflächen des Atlas zum Epistropheus hin entsprechen denen von *Castor*, sind nur kleiner;
- die Ulna ist tief eingekerbt, wie bei *Castor*; die Incisura semilunaris (Gelenkfläche zum Humerus) erscheint unterschiedlich zu *Castor*: im basalen, ventralen Bereich ist diese nicht zweigeteilt, und der proximale Rand erscheint stärker gewölbt;
- der Femur ist dem von *Castor* ähnlich, nur kleiner; über den Trochanter tertius kann hier nichts ausgesagt werden. Ein Knochengrat als Verbindung zwischen Trochanter tertius und Trochanter majus wie bei *Castor* existiert. Der Trochanter minor ist deutlich ausgebildet, das vorhandene Stück ist kleiner als bei *Castor*, allerdings auch gebrochen.
- beim Humerus scheint kein Foramen supratrochleare vorhanden zu sein, was aber auch auf den Erhaltungszustand zurückzuführen sein könnte; FILHOL (1879) bemerkt, daß einige Humeri von *St. viciacensis* ein „trou sus-condylien" haben, andere nicht; es handelt sich somit vielleicht um ein variables Merkmal bei *Steneofiber*; *Castor* hat kein Foramen supratrochleare.
- die Tibia erinnert in der Form und Krümmung an *Castor*; der Schaft der Tibia erscheint lateral im Bereich der Fossa lateralis aber nicht so stark eingekerbt wie der von *Castor*;
- bei dem Wirbel handelt es sich um einen Caudalwirbel, der dem von HUGUENEY & ESCUILLÉ (1995) abgebildeten entspricht.

Femur. – Der Trochanter majus ist mindestens so hoch wie der Femurkopf; Trochanter minor und Tr. major stark ausgeprägt.

Länge des vorhandenen Femurstückes: 7,4 cm; Breite, etwa in der Mitte des Schafts: 14,5 cm.

Tibia. – Zwei Tibiae sind vorhanden. Sowohl an den Tibiae als auch am Femur ist zu beobachten, daß die Epiphysen abgebrochen sind, was darauf hindeutet, daß sie noch nicht geschlossen waren und es sich um ein junges Individuum handelt.

Länge: mindestens 8 bis 8,5 cm.

Humerus. – Die Diaphyse erscheint lateral abgeflacht; eine Crista deltoidea und eine Crista supinatoris sind nicht zu erkennen; ob ein Foramen entepicondyleum vorhanden ist, ist aufgrund der schlechten Erhaltung nicht feststellbar.

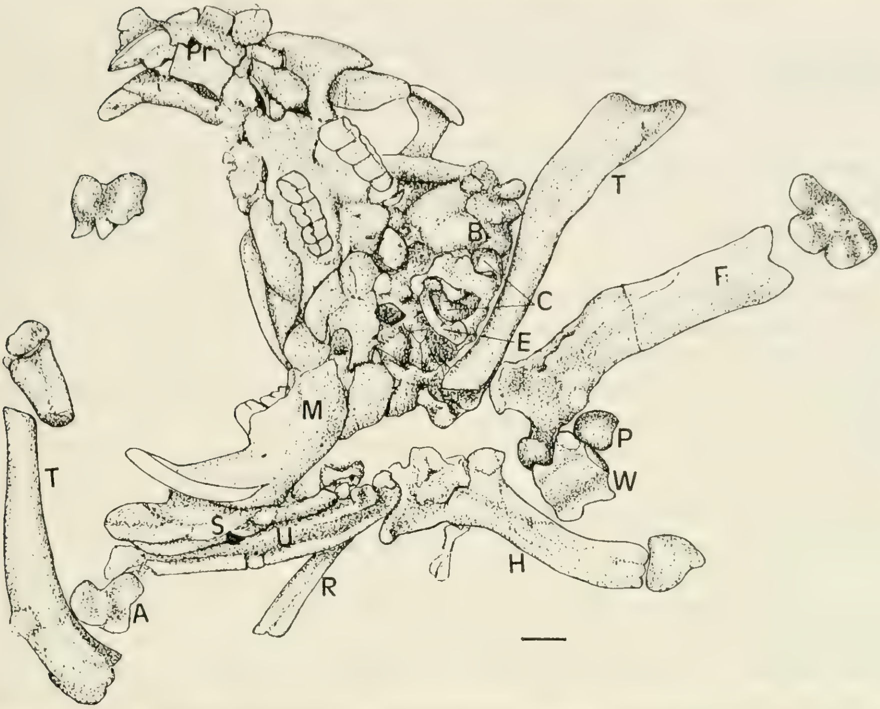
Länge mindestens: 5,5 cm.

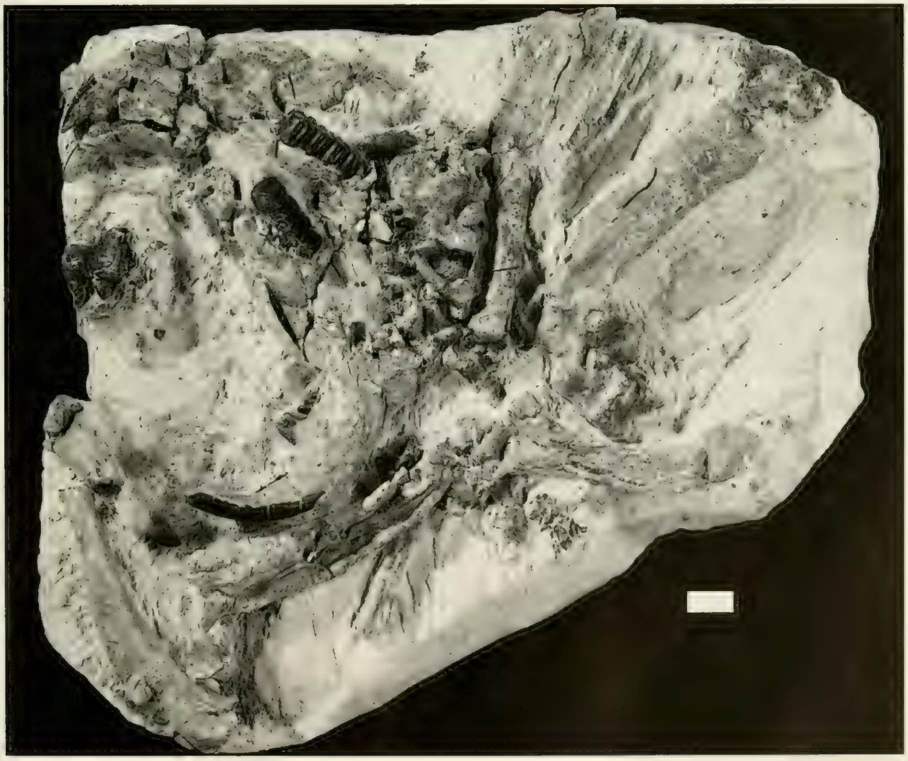
Astragalus. – Proximale Breite: 13 mm.

Wirbel. – Der Wirbel stammt aus dem caudalen Bereich, wie die Proc. laterales zeigen.

Länge: 13 mm; Breite an der schmalsten Stelle: 12 mm.

Abb. 25. *Steneofiber* cf. *eseri*, aberrante Variante; Foto und Zeichnung. SMNS 46295. Balken = 1 cm.
A – Astragalus; B – Bulla; C – Condylen; E – zum Epistropheus weisende Gelenkfläche des Atlas; F – Femur; H – Humerus; M – Mandibel; P – Patella?; Pr – Praemaxillare; R -Radius; S – Symphysenregion der rechten Mandibel; T – Tibia; U – Ulna; W – Wirbelkörper.


Pr
T
B
F
C
E
M
P
W
T
S
U
R
H
A



Castoridae indet.

Es liegen zwei nicht zusammengehörige Einzelzähne von nicht näher zu bestimmenden Bibern von der Westtangente vor. Bei einem handelt es sich wahrscheinlich um einen D4 inf. (Abb. 15d). Er weicht in den L/B-Werten von den anderen P4 inf. als auch von den D4 inf. der Westtangente ab (Abb. 10). Das Mesostriid öffnet sich in ein Fossettid, das den mesialen Zahnbereich ausfüllt. Diese Verbindung zwischen Meso- und Parafossettid tritt auch bei anderen Zähnen vereinzelt auf. Die Kombination der Merkmale mit der geringen Größe macht jedoch eine Abtrennung des Zahnes nötig.

In den morphologischen Merkmalen ähnelt er dem von Crusafont et al. (1948) abgebildeten D4 inf. von *Steneofiber depereti*, bei jenem ist jedoch (nach der Abbildung) keine Verbindung vom Mesostriid zum Parafossettid auszumachen. Der von Crusafont et al. abgebildete Zahn ist mit 5,5 x 4,0 mm etwas größer als der von der Westtangente vorliegende mit 5 x 3 mm.

Bei dem zweiten unbestimmten Castoriden handelt es sich um einen P4 sup. (Abb. 22, SMNS 46345), der durch seine Größe und Morphologie von der Grundgesamtheit abweicht. Er zeigt eine Parafossette, die in einer Linie mit dem Hypoflexus liegt und sich nach außen in eine kurze Parastria öffnet. Die Grundform des Zahnes ist leicht dreieckig, was auf *Steneofiber depereti* oder *Trogontherium* hindeutet. Der L/B-Wert des Zahnes liegt im Überschneidungsbereich der Punktwolken von *Trogontherium minutum rhenanum* und *Steneofiber eseri*. So kann es sich kaum um *St. depereti* handeln, dessen P4 sup. länger und breiter sind (Abb. 35). *Tr. m. rhenanum* ist dagegen bisher nur von erheblich jüngeren Fundstellen beschrieben. Da in der Umgebung von Ulm auch ein anderer P4 sup. ein Parastria zeigt, kann es sein, daß sich hier die Entwicklung zu *St. depereti* andeutet.

5. Diskussion

5.1. Die Biberpopulation der Westtangente

Wie bei der Diskussion der einzelnen Zahnpositionen schon deutlich wurde, ist die Streuung der metrischen Werte groß. Die Veränderung der L/B-Werte mit zunehmender Usur und das Vorhandensein aller Zwischengrößen deuten darauf hin, daß es sich im wesentlichen um eine Population handelt. Diese Annahme wird unterstützt durch die Tatsache, daß die bei den P4 inf. unterschiedenen Morphotypen nicht als Cluster aus der Punktwolke herausfallen. Schon Viret (1929) betont die metrische Variabilität von *Steneofiber*. Daß auch andere Biberpopulationen ähnliche Streuungen der metrischen Werte aufweisen, zeigt z. B. ein Vergleich mit den Werten zu *Trogontherium minutum rhenanum* aus Dorn-Dürkheim (Tab. II).

Auch morphologisch sind die vorliegenden Zähne variabel, so z. B. in der Anzahl, Form und Verteilung der Fossetten/ttiden, oder im Vorhandensein zusätzlicher Styli/ide an der Basis der Metastriae/iide. Daß die Anzahl und Verteilung der Fossetten innerhalb der Zahnreihe nicht einheitlich ist, zeigen auch Stehlin & Schaub (1950) in ihren Abbildungen zu *St. viciacensis* (Fig. 79, 239c). Die starke Variabilität in der Form und Lage der Fossetten innerhalb eines Zahnes mit fortschreitender Usur zeigt Hünermann (1966) für *Castor* anhand von horizontalen Serienschnitten. Mayhew (1979) stellt einige aberrante Varianten der Fossetten/ttiden-Verteilung von *Castor fiber* vor. Somit zeigt sich, daß mit der Verteilung und Zahl der Fossetten keine taxonomischen Abgrenzungen möglich sind. Ebenso verringert sich im Lauf der Abkauung die Zahl der Fossetten/ttiden in den Molaren. Außerdem variiert die Zahl der Fossetten bei den M sup. und besonders bei M3 sup. auch bei gleichem Usurstadium.

Auch die zusätzlich an der Basis des Metastriids auftretenden Styli/iide stellen ein variables Merkmal dar, wie Zahnreihen zeigen, in denen ein Stylid am P4 inf. vorhanden ist, an den Molaren aber fehlt.

Nicht nur die Backenzähne sind in der Größe variabel, sondern auch die L/B-Werte der Incisiven sind heterogen und fallen in zwei Gruppen (Abb. 5). Einen metrischen Unterschied zwischen oberen und unteren Incisiven kann man nicht feststellen, dafür können die Incisiven mit den kleineren L/B-Werten juvenilen Individuen zugeordnet werden, obwohl nur wenige mit einem D4 assoziiert sind. Aber *Castor fiber* zeigt einen ausgeprägten Größenunterschied zwischen juvenilen und adulten Incisiven; die Wachstumskurve der Incisivengröße erreicht ihr Plateau etwa im Alter von 5 Jahren (Mayhew 1978).

Die beiden von Kuss (1960) für Incicisiven von *St. eseri* angegebenen Werte liegen jeweils unterhalb der beiden Punktwolken von den Incisiven der Westtangente (Abb. 5).

Postcraniales Material. – Außer einem isolierten Astragalus ist das postcraniale Bibermaterial von der Westtangente vielfach so fragmentär erhalten, daß genaue Vergleiche mit anderem Material kaum möglich sind, was von miozänen Bibern ohnehin spärlich ist.

Die vorliegenden Knochen von *Steneofiber* ähneln denen von *Castor*, sind aber kleiner. Eine Ähnlichkeit mit *St. viciacensis* ist auch gegeben, aber die hier meßbaren Knochen von der Westtangente sind etwas größer als die von Filhol (1879) als *St. viciacensis* beschriebenen. Es ist aber zu wenig vergleichbares Material vorhanden, um dahingehend eine gesicherte Aussage machen zu können. Bedenkt man die metrische Streuung der Zähne, und zu erwartende ontogenetische Unterschiede, muß auch für das postcraniale Material eine erhebliche metrische Variabilität angenommen werden, wie von Filhols (1879) Daten angedeutet.

Zur Populationsdynamik. – Versucht man die Größe der Biberpopulation von der Westtangente abzuschätzen, so kommt man auf mindestens 84 Individuen (dabei haben alle zusammengehörigen Kieferbruchstücke sowie die isolierten P4/D4 inf. und sup. einer Kieferhälfte Berücksichtigung gefunden).

Betrachtet man alle Zähne von *Steneofiber eseri* der Westtangente, so fällt auf, daß die meisten stark bis mittelmäßig abgenutzt sind und entsprechend wohl adulten bis sehr alten Tieren zugeordnet werden sollten. Juvenilen Individuen lassen sich 12 D4 inf./sup. und 4 unabgekaute P4 inf.- und 7 P4 sup.-Keime zuordnen.

Tab. 3. Verteilung der Zähne von *Steneofiber eseri* der Westtangente auf Abnutzungsklassen (Abnutzungskl.) in Prozent.

Abnutzungskl.	P4 inf.	M inf.	P4 sup.	M sup.	Alle
nicht	6,98	7,89	9,38	6,25	7,4
kaum	6,98	26,32	9,38	10,94	15,35
mittel	44,19	31,58	40,63	28,13	34,42
stark	41,86	34,21	40,63	54,68	42,79
Anzahl	43	76	32	64	215

Wie Tab. 3 zeigt, ist die Verteilung der verschiedenen Zähne auf die Abnutzungsklassen nicht bis stark abgenutzt nicht ganz einheitlich; vor allem M inf. und M sup. weichen voneinander ab.

In Analogie zum rezenten Biber kann man von diesen Abkaustadien in etwa auf die Altersstruktur der *Steneofiber*-Population der Westtangente schließen. Nach Piechocki & Stiefel (1977) und Piechocki (1986) bricht der D4 bei *Castor fiber* in der 2. Woche durch und tritt in der 3. Woche in Okklusion, der M3 tritt im 5. Monat in Okklusion, der D4 ist im 6.–8. Monat stark abradiert, die D4 fallen im 10.–12. Monat aus, und der P4 tritt im 10.–14. Monat in Okklusion.

Die juvenilen Zähne der Westtangente liefern – in Analogie zu den Alterstufen von *Castor fiber* – kein einheitliches Altersbild:
- 2 D4 sind nicht abgekaut und lassen auf ein Alter von ca. 2 Wochen schließen,
- 3 D4 sind wenig abgekaut und lassen auf ein Alter zwischen 6. Woche und 5. Monat schließen,
- 5 D4 sind mittelmäßig abgekaut, was auf ein Alter von ca. 5 Monaten hindeutet,
- 2 D4 sind ziemlich abgekaut, was auf ein Alter von ca. 8–10 Monaten hindeutet,
- 11 unabgekaute P4 zeigen ein Alter von 10–14 Monaten an.

Damit kommt man bei 84 Tieren auf 13,1 % etwa Einjährige (10–14 Monate) und 14,2 % unter einem Jahr, die verschiedene Alter aufweisen. Diese Heterogenität der juvenilen Biber ist nicht leicht zu verstehen, denn selbst wenn sich beim rezenten Biber die Wurfzeit von Anfang April bis in die Mitte des Julis hineinzieht (Djoskin & Safonow 1972) sind damit erst 4 Monate im Altersunterschied abgedeckt und ein Altersunterschied von 2 Wochen (unabgenutzter D4) und 8–10 Monaten (stark usierter D4) ist damit nicht nachvollziehbar. Es fragt sich allerdings, ob die Synchronisation der Fortpflanzungszeit und die Entwicklung der Jungtiere bei *Steneofiber* genau denen von *Castor* entspricht. Außerdem ist zu beachten, daß selbst dann, wenn die Funde von der Westtangente aus einer relativ homogenen Schicht stammen und daher hier als Population betrachtet werden, die einzelnen Individuen doch zeitlich verschiedenen Populationen entstammen können.

Ein Vergleich mit der Populationsstruktur rezenter Biber (Tab. 4) zeigt, daß von der Westtangente weniger Jungtiere überliefert sind als in einer rezenten Population vorhanden sind. Djoskin & Safonow (1972) geben jedoch an, daß sich lokale Populationen stark in der Anzahl der Jungtiere unterscheiden können, so daß der Anteil von Einjährigen in der Population der Westtangente in etwa der einer rezenten Biberpopulation gleichkommen kann. Der geringe Anteil von juvenilen Tieren an der Westtangente könnte auf Probleme der Fossil-Überlieferung von juvenilen und adulten Tieren zurückzuführen sein, weil „zu berücksichtigen [ist], daß die Jungtiere mehr Verluste erleiden als gefunden werden; denn Jungtiere verfaulen im Sommer schneller und werden wohl auch nicht selten von Fleisch- oder Aasfressern restlos vertilgt" (Piechocki 1977b: 337).

Tab. 4. Altersstruktur rezenter Biberpopulationen, verändert nach Djoskin & Safonow (1972: 101).

Population	Alttiere	1-jährige	diesjährige
1.	39,0	17,5	30,7
2.	38,7	16,4	32,2
3.	40,4	17,0	30,3
4.	40,8	11,7	28,0

Eine genaue Korrelation der Abkaustadien zum jeweiligen Lebensalter der adulten, also der mittel bis stark abgekauten Zähne, ist beim fossilen Material nicht möglich, da die Lebensspanne und das Abnutzungsverhalten der subhypsodonten Zähne nicht genau bekannt sind, und ein Vergleich mit den hypsodonten Zähnen von *Castor* hier schwieriger ist.

Zur Ökologie. – Fundstellen mit ähnlich vielen Biberresten wie die Westtangente sind im unteren Miozän selten. Vergleichbar ist insbesondere St. Gérand, die Typuslokalität von *Steneofiber*, die auch nur eine Biber-Art geliefert hat. Etwas weniger Biberzähne liegen von Weisenau, Budenheim und Heßler im Mainzer Becken vor.

In St. Gérand, an der Westtangente und in Budenheim handelt es sich um fluviolacustrine Sedimente (HEIZMANN et al. 1989; BUCHER et al. 1984; ROTHAUSEN 1988, 1969). Dies deutet auf einen feuchten Lebensraum hin, den *Steneofiber* besiedelt haben muß. Auch HUGUENEY & ESCUILLIÉ (1995) stellen fest, daß *Steneofiber* an ein feuchtes Habitat gebunden war, und GINSBURG (1967) hält *Steneofiber* für ein Wassertier. Nur FRIANT (1937) weist darauf hin, daß *Steneofiber eseri* am Humerus keine Anpassungen ans Schwimmen oder Graben zeigt und eher eine „forme marcheuse terrestre“ darstellt.

Die Gebundenheit von *Steneofiber* an feuchte Habitate wird zunächst durch die Funde bestätigt. Von den erwähnten fluviatilen/lacustrinen Fundstellen liegen relativ viele Biberreste vor, während von trockenen Gebieten, z.B. aus Spaltenfüllungen der Schwäbischen Alb, kaum Biberfunde vorliegen. In reinen Seeablagerungen wie Steinheim finden sich dagegen auch wenige Biber. In Analogie zum rezenten Biber, der fließende Gewässer stehenden Gewässern als Habitat vorzieht, könnte man dies auch für *Steneofiber* annehmen. Warum in den Steinheimer See allerdings wenige Biberreste aus den Zuläufen eingebracht wurden, ist unklar.

Die Tatsache, daß hauptsächlich Biber aus fluviatil/lacustrinen Gebieten vorliegen, ist aber nicht hinreichend, um eine Präsenz von Bibern in anderen Gebieten auszuschließen, denn es können noch eine Reihe anderer Faktoren für diese Ungleichverteilung verantwortlich sein.

5.2. Vergleich mit den Bibern aus Weisenau, Budenheim und Heßler

Einige Biber aus den untermiozänen Fundstellen des Mainzer Beckens konnten zum Vergleich mit *Steneofiber* von der Westtangente untersucht werden.

Aus Budenheim und/oder Heßler (MN 2a) liegen aus dem SMF 45 Einzelzähne bzw. Kieferbruchstücke vor. Metrisch sind die Zähne aus Budenheim nicht von denen der Westtangente zu unterscheiden (Abb. 26–28), obwohl die Mittelwerte der meisten Zahnpositionen größer sind als die von der Westtangente (Abb. 29). In Budenheim sind die P4 inf. kleiner als an der Westtangente, alle anderen Zähne aber geringfügig größer, so daß man davon ausgehen kann, daß der P4 inf. in der Zahnreihe nicht so stark verlängert war wie bei den Bibern der Westtangente.

Genau wie bei den Zähnen der Westtangente ist der Größenunterschied zwischen der Kaufläche und der Zahnbasis deutlich. Die M inf. zeigen eine Trennung in zwei Größenklassen (Abb. 27a), die sich nicht morphologisch untermauern läßt. Inwieweit die kleinen Zähne zu juvenilen Individuen gehören, läßt sich an den Einzelzähnen aus Budenheim/Heßler nicht feststellen.

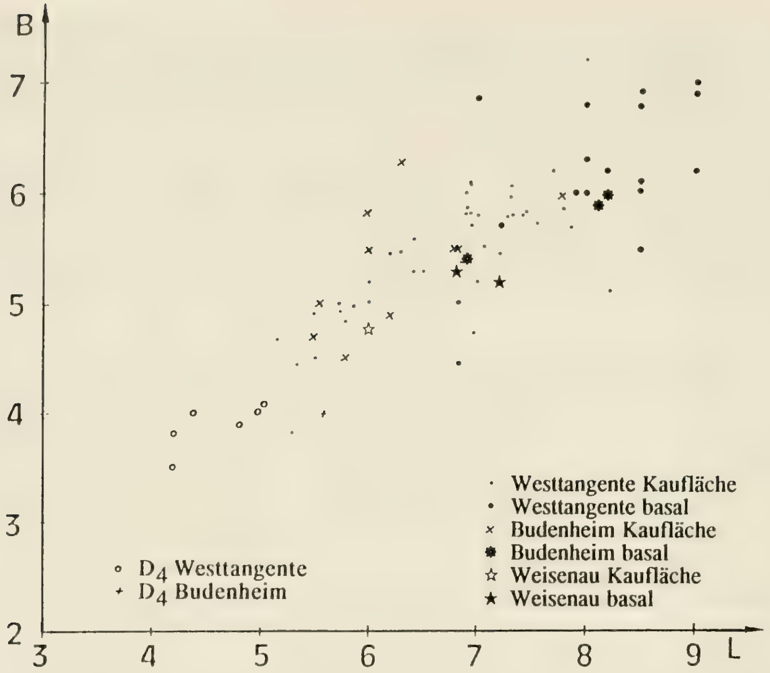


Abb. 26. L/B-Diagramm der D4 und P4 inf. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.

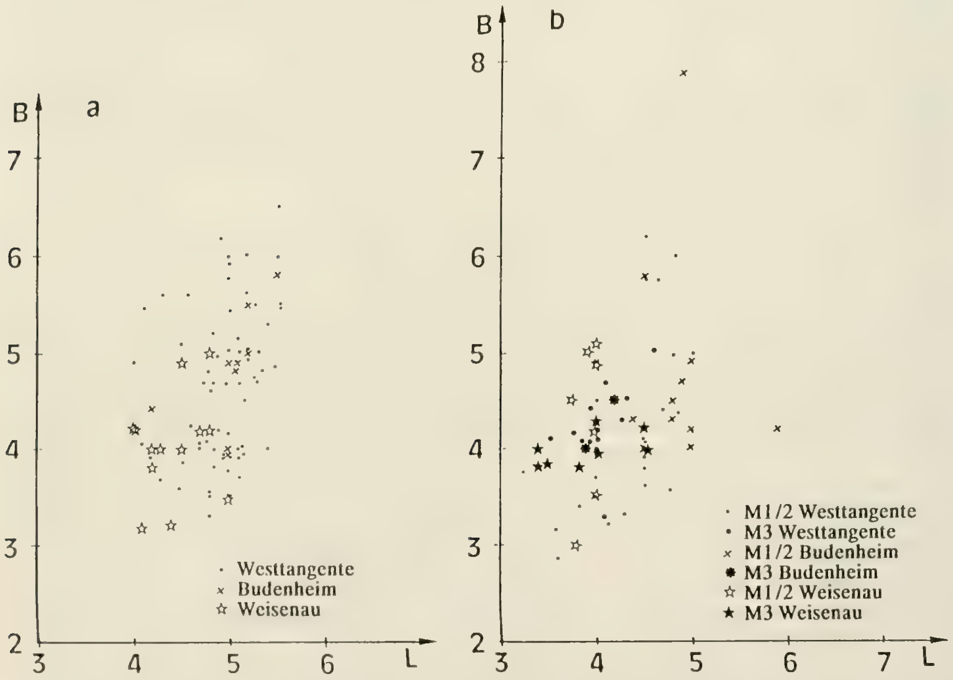


Abb. 27. a: L/B-Diagramm der M inf. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.
b: L/B-Diagramm der M sup. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.

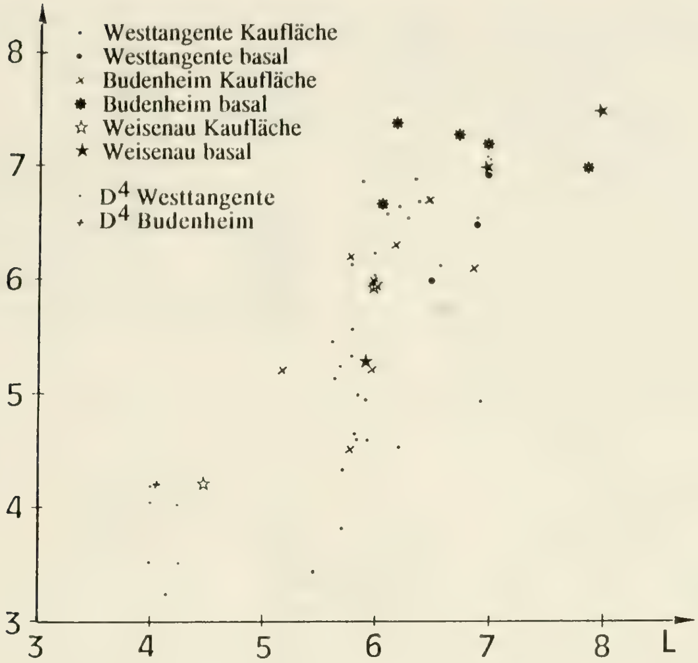


Abb. 28. L/B-Diagramm der P4 sup. von *St. eseri* aus Budenheim und/oder Heßler und Weisenau im Vergleich zu denen von der Westtangente.

Bei den M sup. fällt ein stark abgekauter Zahn besonders durch seine Maße auf, da er sich in der Breite deutlich von den anderen abhebt (Abb. 27b, 30). Die stark schräge Abnutzung des Zahnes erklärt diese außergewöhnlichen Maße, morphologisch läßt er sich jedoch nicht von anderen Zähnen von *St. eseri* abtrennen. Die von Budenheim und/oder Heßler vorliegenden M sup. sind geringfügig größer als die von der Westtangente, während das in anderen Zahnpositionen nicht der Fall ist.

Morphologisch weisen die Zähne aus Budenheim einige Unterschiede zu denen der Westtangente auf:

- P4 inf. ist in Budenheim variabler in der Zahl der mesialen Fossettiden und weniger variabel in der Zahl der distalen Fossettiden; er zeigt in Budenheim öfter kurze Para- und Metastriide; das Paraflexid ist dabei häufig nach mesial geöffnet;
- P4 sup. zeigt in Budenheim öfter eine Metastria, aber keine Parastria, während an der Westtangente, wenn Striae vorhanden sind, eine Parastria zu beobachten ist; in Budenheim treten häufiger Verbindungen zwischen Fossetten auf;
- M sup., auch hier treten in Budenheim häufiger Verbindungen zwischen Fossetten auf;
- M inf., Unterschiede konnten nicht beobachtet werden.

Eine morphologische Besonderheit fällt bei den Zähnen von Budenheim auf: die mesiale Öffung des Parafossettids in den P4 inf., die ein kurzes, mesiales Striid erzeugt (Abb. 30). Eine mesiale Öffnung der Parafossette kann auch an Biberzähnen von anderen Fundstellen beobachtet werden: ein Zahn aus Eggingen-Mittelhart zeigt dies (SMNS 42989) wie auch einige von der Westtangente (Abb. 8) und einige aus Saulcet und Montaigu (NMB; Abb. 31). Dies zeigt zum einen die grundsätzliche

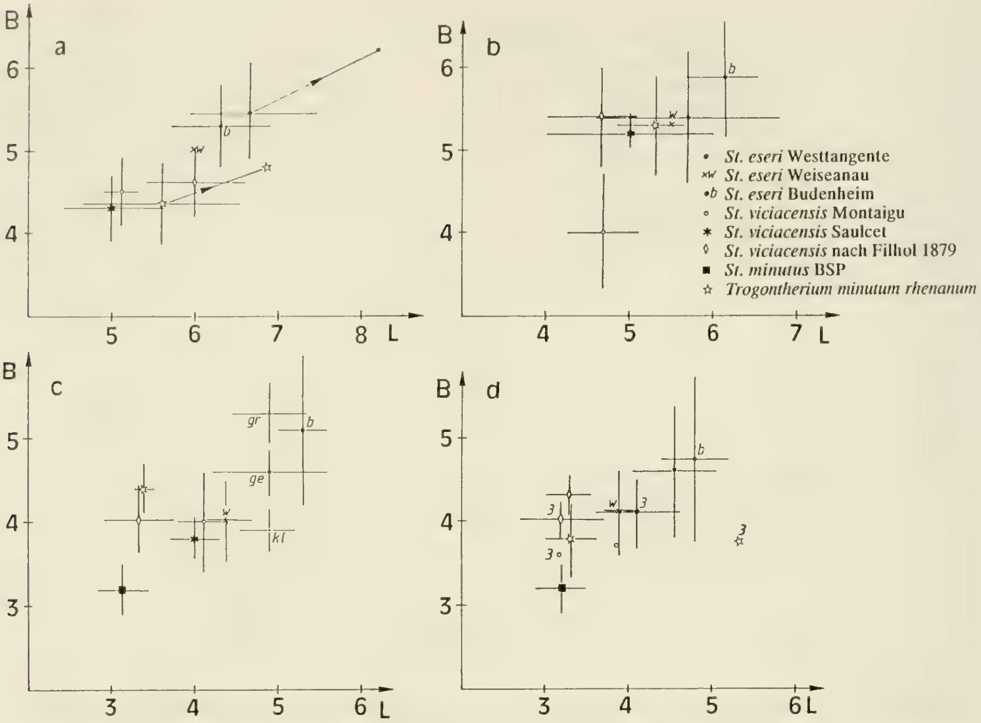


Abb. 29. Mittelwerte der L/B-Werte verschiedener Zahnpositionen für die diskutierten Biber.
a: für P4 inf. Die Veränderung der Maße von der Kaufläche zur Basis hin ist für *St. eseri* der Westtangente und *Trogontherium minutum rhenanum* dargestellt.
b: P4 sup.; c: M inf., w – Weisenau; gr – große M inf. von der Westtangente; ge – alle M inf. von der Westtangente; kl – kleine M inf. von der Westtangente; b – Budenheim; d: M sup., für *St.eseri* aus Budenheim und Weisenau und *St. minutus* ist keine Trennung von M1/2 sup. und M3 sup. vorgenommen worden. 3 zeigt die Werte für M3 sup. an, der andere Wert bezieht sich auf M1/2 sup.

Variabilität der Zähne an, deutet mit unterschiedlichen Häufigkeiten für dieses und andere Merkmale jedoch gleichzeitig darauf hin, daß verschiedene Populationen morphologische Eigentümlichkeiten entwickeln. Eine detaillierte Analyse der Merkmalshäufigkeiten in Bezug zur Abnutzungsklasse bei verschiedenen Arten und Populationen steht noch aus.

Die Biber von Budenheim passen, im ganzen gesehen, morphologisch und metrisch in die für *St. eseri* von der Westtangente herausgearbeitete Variationsbreite und sind daher auch als *St. eseri* zu bezeichnen.

Die Biber von Weisenau (MN 1) sind etwas kleiner, aber morphologisch nicht von denen der Westtangente abzusetzen. Das höhere Alter der Funde kann die geringere Größe erklären, wenn man eine Größenzunahme der Biber im Laufe der Zeit annimmt. Die taxonomische Ansprache der Biber aus Weisenau wird jedoch dadurch erschwert, daß sie größenmäßig zwischen *St. viciacensis* und *St. eseri* liegen (Abb. 29). Dies deutet auf eine Ableitung der *eseri*-Form aus der kleineren *viciacensis*-Form hin.

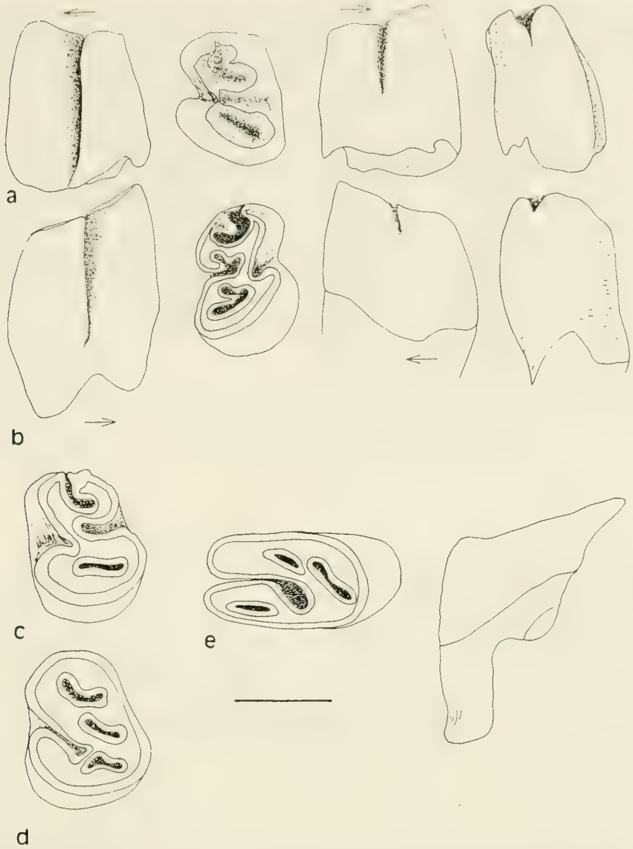


Abb. 30. Verschiedene Zähne von *Steneofiber eseri* aus Budenheim SMF 76/2069–2101. Pfeile zeigen nach mesial. Balken = 5 mm.
a: buccale, occlusale, linguale und mesiale Ansicht von P4 inf. sin., der eine deutliche Kerbe nach mesial zeigt.
b: buccale, occlusale, linguale und mesiale Ansicht von P4 inf. dext., der eine deutliche Kerbe nach mesial zeigt
c–d: occlusale Ansicht zweier P4 inf. sin.
e: occlusale und mesiale Ansicht eines stark usierten M sup. dext.

5.3. L/B-Werte einzelner Zähne verschiedener Biber im Vergleich

Zum folgenden Vergleich der statistischen Mittelwerte (Abb. 29) der angesprochenen Biber ist zu bemerken, daß in einigen Fällen mit Literaturwerten gearbeitet wird, die anders gemessen sein können als die in der vorliegenden Arbeit, und zum anderen, daß die Grundgesamtheiten unterschiedlich groß sind (Tab. II).

Dem Vergleich liegt folgendes Material zugrunde: *St. eseri* von der Westtangente; *St. viciacensis*, Werte aus St. Gérand (MN 2a) (Filhol 1879), Werte aus Saulcet (MN 1) und Montaigu (MN 2a), jeweils Messungen im NMB; *Trogontherium minutum rhenanum* aus Dorn-Dürkheim (MN 11), Werte aus Franzen & Storch (1975) und eigene Messungen an diesem Material; *St. depereti*, Artenay (MN 4a), Messungen im NMB; *St. minutus* aus Aumeister und Großlappen (MN 9), Werte von Stromer 1928.

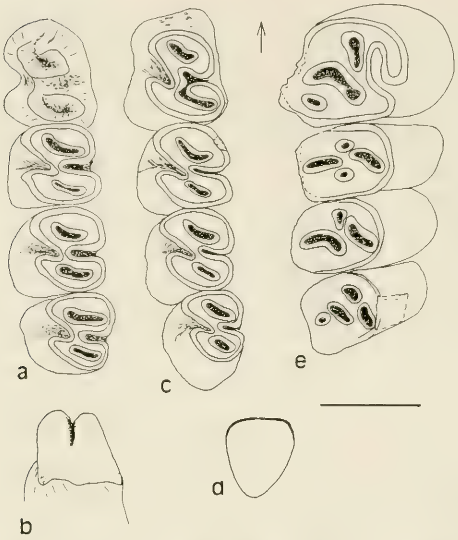


Abb. 31. Verschiedene Mandibular- und Maxillarzähne von *Steneofiber viciacensis*, NMB; Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5 mm.
a: P4-M3 sin. aus Saulcet, Sau 798.
b: mesiale Ansicht des P4 inf. von a) Sau 798.
c: P4-M3 inf. sin., der P4 inf. weist eine Verbindung zwischen Meso- und Metafossettid auf. Aus Saulcet; Sau 797.
d: stark usierte P4-M3 sup. Nach buccal ist der Schmelzrand usiert und alle Fossetten sind geschlossen. Aus Saulcet; Sau 6.
e: I inf. zu einer juvenilen Dentition; S.G. 18644, aus Montaigu.

Vergleicht man die statistischen Mittelwerte und Standardabweichungen der unterschiedlichen Biberpopulationen für die einzelnen Zähne, ergibt sich ein uneinheitliches Bild:

P4 inf. – Die Mittelwerte für die Populationen von Montaigu und Saulcet liegen eng beieinander in Länge und Breite; in der Breite sind sie auch ähnlich zu denen aus St. Gérand und *Trogontherium minutum rhenanum*, aber diese beiden sind etwas länger; die Population von Artenay weicht deutlich ab; zu beachten ist, daß nur für *Steneofiber eseri* und *Tr. m. rhenanum* die Veränderung der Werte mit zunehmender Usur eingezeichnet sind; bei Budenheim und Weisenau ist der Mittelwert geringfügig kleiner als an der Westtangente.

M inf. – Die Populationen von Montaigu und Saulcet liegen eng beieinander; in der Breite sind sie ähnlich wie die aus St. Gérand, die dortigen Zähne sind aber kürzer; *Tr. m. rhenanum* ebenso; bei *St. eseri* sind die Mittelwerte der kleinen und großen Formen deutlich verschieden; in dieser Zahnposition erscheinen *St. viciacensis* und *St. eseri* deutlich unterschiedlich; in Relation zu den Molaren ist P4 inf. bei *St. viciacensis* aus St. Gérand länger als bei denen von Saulcet und Montaigu; die aus Budenheim sind etwas größer als von der Westtangente, die von Weisenau etwas kleiner als von der Westtangente.

P4 sup. – Bei den Populationen von Saulcet und St. Gérand, bei *St. eseri* und bei *Tr. m. rhenanum* sind diese etwa gleich breit und variieren stärker in den Längenwerten, lassen sich aber nicht trennen; Population von Montaigu mit schmäleren und kürzeren Werten; in dieser Zahnposition liegen die Werte der Populationen von Montaigu und Saulcet nicht eng beieinander; die aus Budenheim sind etwas größer und die von Weisenau etwas kleiner als die von der Westtangente.

M sup. – Hier hebt sich nur der L/B-Wert von M1/2 bei *St. eseri* von den anderen ab; M3 ist kleiner als M1/2 bei *St. eseri* und *St. viciacensis*; deutlich verlängerter M3 bei *Tr. m. rhenanum*; M3 aus Budenheim etwas größer und die aus Weisenau etwas kleiner als die von der Westtangente.

Dieser Vergleich der statistischen Mittelwerte einzelner Zahnpositionen verschiedener Biberpopulationen zeigt, wie schwierig es ist, Arten anhand der Größe zu unterscheiden. Bemerkenswert sind besonders die Größenunterschiede zwischen den Populationen von Saulcet, Montaigu und St. Gérand, die alle einer Art, *St. viciacensis* zugeordnet werden.

Bei den verschiedenen Arten unterscheidet sich das Längenverhältnis von M3 sup. zu M1/2 sup. (Abb. 37). Einen Unterschied gibt es auch im Längenverhältnis von P4 inf. zu den M inf., nur ist dieser nicht so offensichtlich.

5.4. Taxonomische Einordnung

Morphologisch und metrisch wird *Steneofiber eseri* von der Westtangente mit verschiedenen Bibern verglichen. Besonders wichtig sind dabei *St. viciacensis* (aus Saulcet, Montaigu, St. Gérand), *St. eseri* (aus Weisenau und Budenheim/Heßler), *St. depereti* (aus Artenay, Baigeneaux und Langenau, alle MN 4b), *St. minutus* (aus Großlappen und Aumeister), *Trogotherium minutum rhenanum* (aus Dorn-Dürkheim) und *Palaeomys* (aus Dorn-Dürkheim, MN 11, und Eppelsheim, MN 9), die ich selber untersuchen konnte.

Die Biber der Westtangente sind von Heizmann et al. (1989) zu *Steneofiber eseri* gestellt worden, und diese Zuordnung wird hier unterstützt. Dies gilt für die Hauptzahl der vorliegenden Funde, die abzugrenzenden Formen sind gesondert beschrieben (vgl. 4.7). Eine genaue systematische Einordnung dieser Einzelformen ist nicht möglich. Die Grundgesamtheit der Biber wird als Population von *Steneofiber eseri* betrachtet.

Die ersten Beschreibungen von *Steneofiber* (Geoffrey 1933; v. Meyer 1846) sind vage und beschränken sich auf relative Größenangaben. Pomel gibt 1853 für *Steneofiber* folgende Merkmale an: Oberkieferzähne eine tiefe Kerbe außen und eine kürzere Kerbe innen; zusätzlich 3 Fossetten auf der Kaufläche; Unterkieferzähne genau umgekehrt. Diese Beschreibung wird von Viret (1929) übernommen. Die unterschiedliche Länge von Hypo- und Mesostria/striid wird herausgestellt (Stirton 1935) und von keiner Kerbe wird berichtet, daß sie bis zur Kronenbasis zieht. Zu dieser Beschreibung passen folgende Abbildungen: die von *Chalicomys eseri* von Eser (1847), die von *St. castorinus* von Pomel (1853) und von *St. viciacensis* von Gervais (1859). Seit der Beschreibung von Crusafont et al. (1948) jedoch werden *Steneofiber* in den unteren Molaren 3 innere Striide, in den unteren Praemolaren 1 inneres Striid und in den oberen Praemolaren 2 und in den oberen Molaren 1 äußere Stria zugeordnet.

Dieser Wechsel in der Beschreibung der Anzahl der Striae/iide ist wohl auf ein in der Diskussion der einzelnen Zähne schon angesprochenes Phänomen zurückzuführen, nämlich die Veränderung der Kronenform mit der Abnutzung. Wie die Zähne der Westtangente zeigen, treten bei einigen unabgenutzten Keimen ganz kurze

Kerben neben Hypo- und Mesostria/iid auf (Abb. 14c, 15e, 16a, b), die als Ansätze von Para- bzw. Metastria/iid angesprochen werden können. Sie sind als Kerbe so kurz, daß sie bei beginnender Usur des Zahnes verschwinden. Zur Gattungsdifferenzierung ist dieses Merkmal daher problematisch.

Es deutet sich damit an, daß die evolutive Veränderung der Biberzähne an der Spitze der Krone ansetzt und zur Basis hin fortschreitet. Die späteren Formen *Palaeomys*, *Castor* und *Trogontherium* haben deutlich lange Para-, Meso- und Metastriae/iide, die auch bei fortschreitender Usur zu erkennen sind. Die Anfänge einer solchen Entwicklung können in den Ansätzen zu Kerben bei *Steneofiber* liegen. SCHREUDER (1931: 163) geht von einer solchen Entwicklungslinie für Biber der *Steneofiber*-*Castor*-Linie aus. Sie nimmt an, daß die kurzen Striae/iide der geologisch älteren Formen, *St. viciacensis*, *St. depereti* und *St. minutus* immer länger werden, bis sie länger als Hypostria/iid sind.

Die von LAVOCAT (1951) vorgeschlagene Unterscheidung zweier Unterarten *St. eseri eseri* und *St. eseri antiquus* ist hinfällig, weil die von ihm aufgestellte Unterart *St. eseri antiquus* aus Chauffours und Couronon nach HUGUENEY (1975) mit *St. dehmi* synonym ist.

Beziehung zu *St. viciacensis*

Steneofiber eseri v. MEYER und *St. castorinus* POMEL sind synonym, wie schon POMEL (1853), VIRET (1929) und andere festgestellt haben. Auch *Steneofiber viciacensis* GERVAIS ist von verschiedenen Autoren (POMEL 1853, VIRET 1929, KUSS 1960) mit *Steneofiber eseri* synonymisiert worden. *St. viciacensis* stellt die Typus-Art von *Steneofiber* aus St. Gérand dar und tritt fast zeitgleich mit *St. eseri* auf. Vergleicht man die metrischen Werte beider Arten für verschiedene Zahnpositionen bzw. Zahnreihen, ergibt sich folgendes (vgl. Abb. 32–37):

– P inf. *St. viciacensis* und *St. eseri* sind kaum zu trennen; nur die Mittelwerte sind unterschiedlich

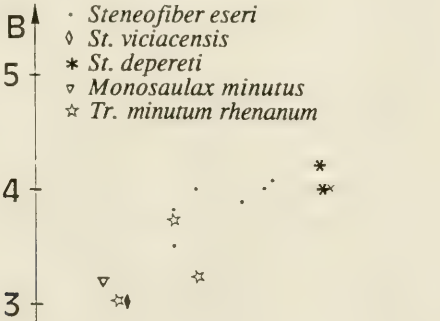


Abb. 32. L/B-Diagramm der D4 inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu D4 inf. anderer Biber.
Steneofiber depereti und *Monosaulax minutus* (nach CRUSAFONT et al. 1948); *Trogontherium minutum rhenanum* (FRANZEN & STORCH 1975); *St. viciacensis* (Messungen im NMB).

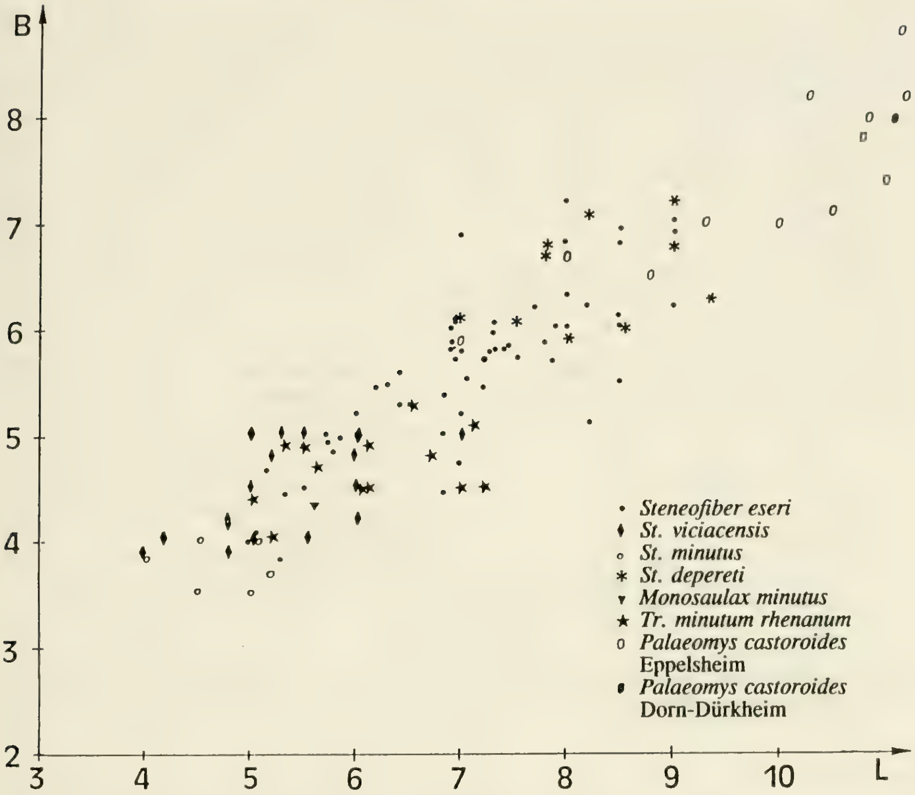


Abb. 33. L/B-Diagramm der P4 inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern.
Steneofiber viciacensis (FILHOL 1879); *Steneofiber minutus* (STROMER 1928); *Steneofiber depereti* (CRUSAFONT et al. 1948; Messungen im NMB); *Monosaulax minutus* (nach CRUSAFONT et al. 1948); *Trogontherium minutum rhenanum* (FRANZEN & STORCH 1975); *Palaeomys castoroides* (Eppelsheim, Messungen in Darmstadt); *Palaeomys castoroides* (Dorn-Dürkheim, FRANZEN & STORCH 1975).

- M inf. sind bei *St. viciacensis* kleiner; es gibt zwei distinkte Punktwolken
- P sup. sind bei *St. viciacensis* kleiner
- M sup. sind bei *St. viciacensis* kleiner, die Punktwolken überschneiden sich
- Zahnreihen sind bei *St. viciancensis* geringfügig kleiner als bei *St. eseri.*

Bei dieser Aufstellung ist zu beachten, daß für *St. viciacensis* von FILHOL (1879) und aus eigenen Messungen im NMB weniger Werte vorliegen als für *St. eseri* von der Westtangente. Dennoch stellt sich in Anbetracht der abgegrenzten Punktwolken für die unteren Molaren und P4 sup. die Frage, ob die Synonymie beider Arten gerechtfertigt ist. Eine morphologische Trennung beider Formen scheint jedoch nicht möglich. Nur der M 3 sup. scheint – nach der Abbildung von STEHLIN & SCHAUB (1950) – nicht so dreieckig zu sein wie bei *eseri.* Aber dies könnte auf den Abkauungsgrad und auf Variabilität zurückzuführen sein, denn beim Baseler Material aus Saulcet und Montaigu (Sau 6; MA 808) deutet sich ein dreieckiger M3 sup. an.

Man könnte davon ausgehen, daß es sich bei *St. eseri* und *St. viciacensis* um geographisch getrennte Teilpopulationen einer Art handelt, die sich in der Größe unter-

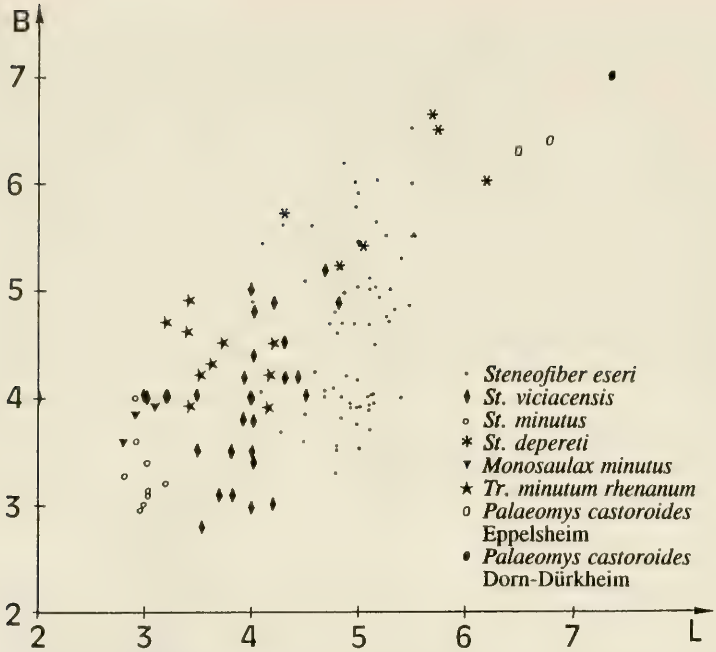


Abb. 34. L/B-Diagramm der M inf. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern (Material wie Abb. 34).

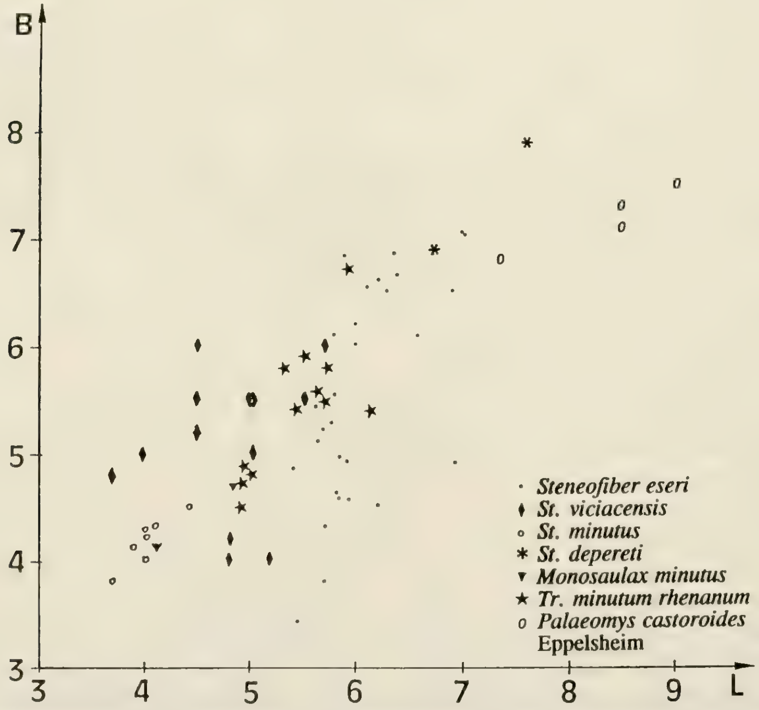


Abb. 35. L/B-Diagramm der P4 sup. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern (Material wie Abb. 34).

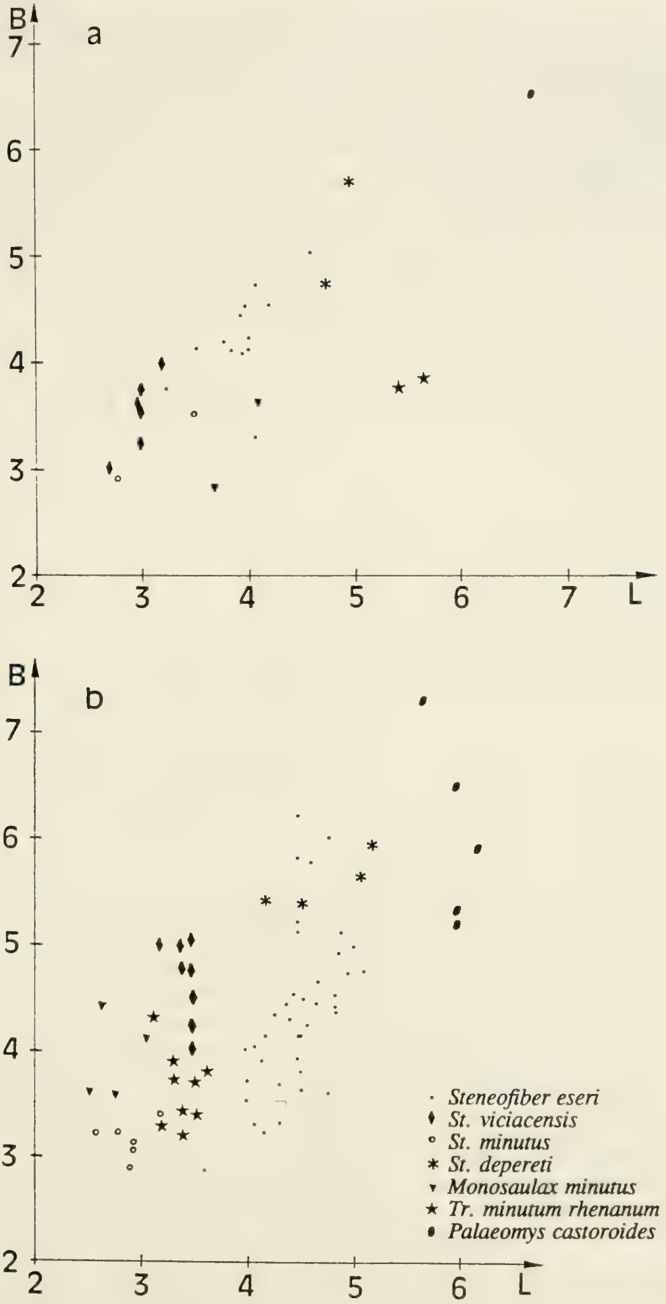


Abb. 36. a: L/B-Diagramm der M3 sup. und b: L/B-Diagramm der M 1/2 sup. von *Steneofiber eseri* von der Westtangente im Vergleich zu anderen Bibern (Material wie Abb. 34).

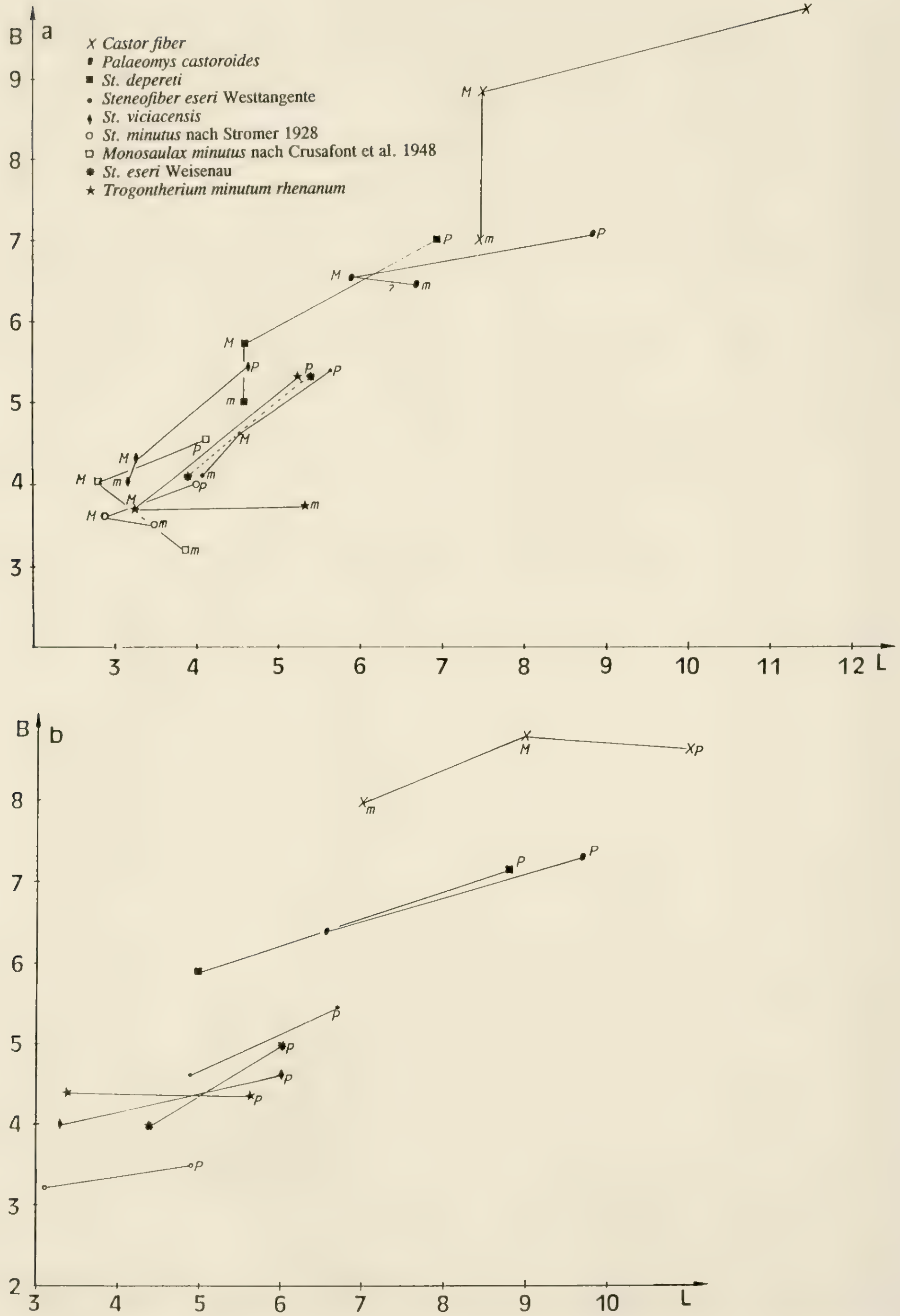


Abb. 37. a: Metrische Verhältnisse der Oberkieferzähne zueinander bei verschiedenen Biber-Arten.
b: Metrische Verhältnisse der P4 inf. zu den M inf. verschiedener Biber-Arten. Mittelwerte in a-b nach eigenen Messungen und Literatur wie in Abb. 34.

scheiden. Denn vom rezenten *Castor fiber* ist bekannt, daß sich Biberpopulationen lange Zeit in sich entwickeln und von den Eigentümlichkeiten der jeweiligen Umwelt geprägt werden (Djoskin & Safanow 1972). Andererseits erscheinen die Unterschiede der Längen der Molaren eine Trennung beider Formen zu rechtfertigen, so daß beide Arten hier beibehalten werden. Eine den Rahmen der vorliegenden Arbeit überschreitende, eingehende Untersuchung des gesamten Materials aus St. Gérand wäre Voraussetzung, um die Gültigkeit beider Arten zu überprüfen. Die *viciacensis*-Form tritt zeitlich etwas vor der *eseri*-Form auf, zeigt aber eine ähnliche metrische Streuung. Wenn man beide Arten akzeptiert, so stellt die *eseri*-Form wohl eine aus *St. viciacensis* abzuleitende größere Form dar. Beide Gruppen treten geographisch getrennt auf, und das Vorhandensein beider an einer Fundstelle wäre aus ökologischen Gründen kaum vorstellbar. Denn aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit und den nur geringen Größenunterschieden ist eine unterschiedliche ökologische Einnischung beider nicht vorstellbar.

Beziehung zu *St. depereti*

Die L/B-Werte für die Zähne von *Steneofiber depereti* Mayet liegen bei allen Zahnpositionen im oberen Bereich der *St. eseri*-Werte oder sind etwas größer als diese (Abb. 32–37). Bei *St. depereti* handelt es sich um eine jüngere Art, die sich wohl aus *St. eseri* entwickelt hat. Eine Größenzunahme für die *Steneofiber*-Arten mit der Zeit nehmen Crusafont et al. (1948) an, und Schlosser (1924) leitet *St. depereti* vom kleineren *St. viciacensis* ab; *St. eseri* taucht dabei nicht auf.

Steneofiber depereti zeigt auch morphologische Unterschiede zu *St. eseri*:

- P4 sup. ist stärker dreieckig;
- bei P4 sup. ist die Parafossette noch deutlicher in direkter Verlängerung zum Hypoflexus gelegen und nach außen offen;
- M1 & M2 inf. werden bei Crusafont et al. (1948) mit Para- und Metastriid abgebildet;
- P4 inf. läßt eine Öffnung des Metafossettids erkennen. In der Abbildung vom Unterkiefer von Mayet (1908) und beim Material aus Langenau, das jedoch weit abgekaut ist, ist dies nicht zu erkennen, so daß man auch hier von einem nur kurzen Metastriid ausgehen muß. Die Para- und Metafossettiden auf der Kaufläche der Unterkieferzähne sind bei *St. depereti* relativ länger als bei *St. eseri* von der Westtangente.

Die Tatsache, daß bei einem Oberkiefer des Vergleichsmaterials vom Eselsberg aus der Umgebung von Ulm die Parafossette des P4 sup. in direkter Verlängerung zur Hypofossette liegt und die Parafossette lateral offen ist (Abb. 22), könnte die Entwicklung zu *St. depereti* andeuten. Auch sind einige Zähne so groß, daß sie in das L/B-Wertespektrum von *St. depereti* passen. In ähnlicher Weise deutet Viret (1929: 63) die von Pomel 1953 als größere Formen beschriebenen Biber aus St. Gérand als Mutation, die morphologisch schon *St. depereti* ankündigt.

Ginsburg (1971) schlägt die Untergliederung von *St. depereti* in 3 stratigraphische Unterarten vor, nämlich *St. dep. depereti* Mayet aus Artenay (MN 4a), *St. dep. carnutense* Ginsburg von Chevilly (MN4) und *St. dep. calidorensis* Ginsburg aus Chitenay (MN 3). Als Unterscheidungen gibt er an, daß die Kerbe der lingualen Seite des P4 inf. bei *St. dep. carnutense* weiter zur Basis ziehe als bei *St. dep. depereti*, aber deutlich weniger tief als bei *Palaeomys*, und daß *St. dep. calidorensis* in der Größe zwischen *St. eseri* und *St. dep. depereti* aus Artenay liege. Ich denke aufgrund der generellen Größenzunahme von *Steneofiber*-Arten im Laufe der Evolution, die auch Ginsburg (1971) herausstellt und eventuell mit den Unterarten verdeutlichen will, ist eine Unterteilung in Unterarten nicht notwendig. Dazu kommt, daß die Länge des Hypostriids und die Größe variabel sind und die Länge des Hypostriids schwer meßbar ist. Die von Ginsburg herausgestellten Unterschiede erscheinen mir aufgrund der nachweisbaren Größenvariabilität innerhalb einer Biberpopulation eine Einteilung in Unterarten nicht zu rechtfertigen.

Die rechteckige Grundform der P4 sup. ist in der ersten Abbildung eines Oberkiefers von *Steneofiber* (*St. castorinus* Pomel 1847) dargestellt und wird auch von Stirton (1935), Crusafont et al. (1948) und Lavocat (1951) als charakteristisches Merkmal für *Steneofiber* angegeben. Doch wie *St. depereti* zeigt, geht die Entwicklung zu einer dreieckigen Form hin, die sich verstärkt bei *Palaeomys* zeigt.

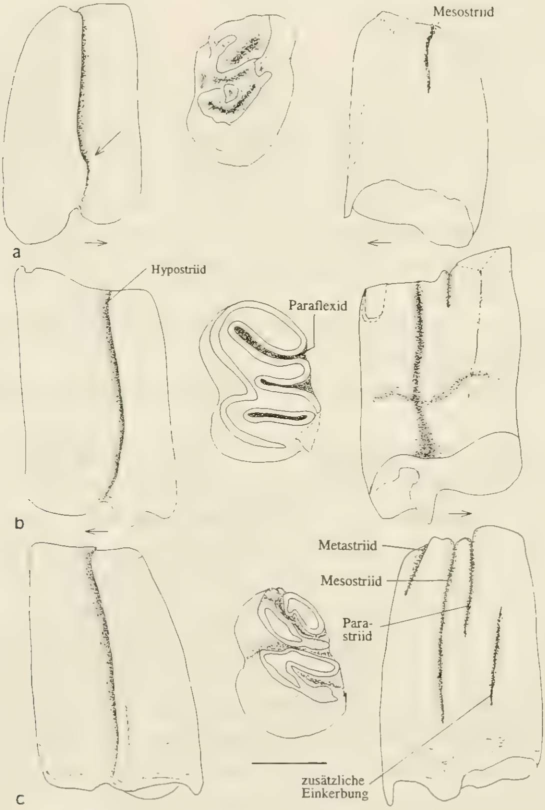


Abb. 38. *Palaeomys castoroides*, P4 inf. verschiedener Fundstellen; Balken = 5 mm.
a: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 inf.-Keims, der lingual nur Mesostriid zeigt. Das Hypostriid zieht nicht ganz bis zur Kronenbasis, sondern verengt sich (Pfeil) und ist darunter nur noch eingekerbt. Reisensburg, BSP 1881 IX 512.
b: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 inf. Der Zahn zeigt lingual 3 Stride und ist vor dem Parastriid im basalen Kronenbereich eingekerbt. Dinotheriensande, Eppelsheim, Slg. Darmstadt, Din 1106.
c: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 inf. Dinotheriensande, Eppelsheim, Slg. Darmstadt, Din 1120.

Beziehung zu *Palaeomys*

Die in der Einleitung angedeutete Frage nach der Synonymie von *Steneofiber* und *Palaeomys* kann im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht eingehend untersucht und abschließend beantwortet werden. Bei dem Studium einiger Biberzähne aus Eggingen-Mittelhart und Hambach wurden allerdings einige Punkte deutlich, die eine Diskussion der Beziehung von *Steneofiber* zu *Palaeomys* notwendig erscheinen lassen.

Zunächst läßt sich festhalten, daß *Palaeomys* deutlich größer ist als *Steneofiber* (Abb. 32–37). Allerdings wird der Größenunterschied durch die metrische Variabilität relativiert. *Palaeomys* ist stärker hypsodont als *Steneofiber* und zeigt auch Unterschiede in den Striae/iiden: im P4 inf. und sup. gehen Hypostria und -striid bis zur Kronenbasis oder im P4 sup. fast bis zur Kronenbasis durch, und es sind weitere Striae/iide vorhanden (Abb. 38).

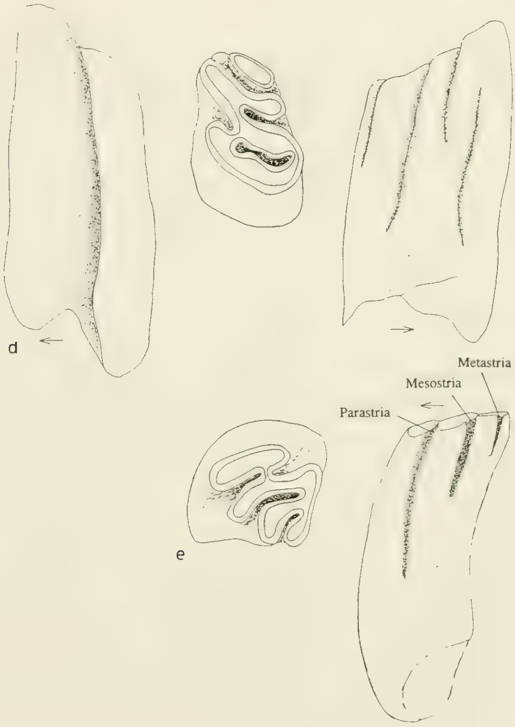


Abb. 38. (Fortsetzung).
d: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 inf. Der Zahn zeigt lingual 3 Striide und ist vor dem Parastriid im basalen Kronenbereich eingekerbt. Esselborn, Slg. Darmstadt, Din 1112.
e: occlusale und buccale Ansicht eines P4 sup. Drei Striae sind zu erkennen, wobei die Länge vom Parastria über die Mesostria zur Metastria abnimmt. Dinotheriensande, Eppelsheim, Slg. Darmstadt, Din 1116.

Damit sind Unterschiede zu *Steneofiber* gegeben. Es zeigt sich jedoch u.a. durch die vorliegende Studie, daß *Steneofiber* schon im unteren Miozän die ersten Anzeichen zu den bei *Palaeomys* vorhandenen Striae/iiden neben Hypo- und Mesostria/iid zeigt (Parastria in P4 sup., Para- und Metastriid in M inf.). Im Laufe der Evolution der Gruppe werden alle Striae/iide länger (SCHREUDER 1931). Außerdem zeigen die wenigen aus Eppelsheim vorliegenden P4 inf. eine Variabilität in der Ausprägung der Striide (Abb. 38).

Aus Eggingen-Mittelhart (MN 4) sind P4 inf. von Bibern überliefert (SMSN 42989), die sich metrisch und morphologisch ähneln und in dem für Biberpopulationen typischen Variationsbereich liegen. Ein P4 inf. zeigt ein bis zur Kronenbasis ziehendes Hypostriid und ein anderer ein im unteren Drittel der Kronenhöhe endendes Hypostriid (Abb. 39). In ähnlicher Weise nebeneinander auftretende Zähne mit und ohne zur Wurzel durchziehende Hypostriide konnte ich auch in Hambach beobachten.

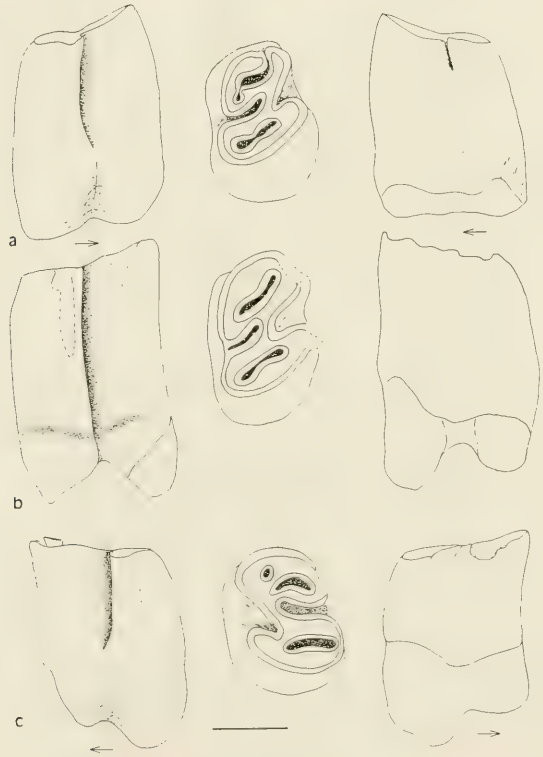


Abb. 39. P4 inf. von *Steneofiber depereti* aus Eggingen Mittelhart. SMNS 42989; Pfeil zeigt nach mesial. Balken = 5mm.
a: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 dext., bei dem das Hypostriid nicht bis zur Kronenbasis durchzieht und das Parafossettid eine Öffnung nach mesial zeigt.
b: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 dext. bei dem das Hypostriid bis zur Kronenbasis durchzieht.
c: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 dext.

Es fragt sich daher, wie und ab wann die Grenze zwischen *Steneofiber* und *Palaeomys* in dieser Entwicklungslinie zu ziehen ist. Das Nebeneinander von an sich morphologisch gleichen Zähnen, aber mit und ohne zur Kronenbasis durchziehendem Hypostriid, läßt gewisse Zweifel an der sinnvollen Trennung zwischen *Steneofiber* und *Palaeomys* aufkommen. Es scheint sich in Eggingen-Mittelhart und Hambach vielmehr um Variationen innerhalb einer Population zu handeln, die die phylogenetische Entwicklung zu den *Palaeomys*-Formen mit bis zur Basis ziehendem Hypostriid andeuten. Die aus Eggingen-Mittelhart vorliegenden Zähne sind usiert, und somit sind Aussagen über die vorhandenen Striide schwierig. Es läßt sich allerdings bei der gegebenen Kronenhöhe feststellen, daß diese, wenn vorhanden, nicht so lang waren wie bei den späteren *Palaeomys*-Formen. Die phylogenetische Ableitung von *Palaeomys* aus *Steneofiber* wird damit sehr deutlich, wie sie auch von GINSBURG (1971) und anderen postuliert wird.

Ich habe die Namen *Steneofiber* und *Palaeomys* für die unterschiedlich alten Biber beibehalten.

Beziehung zur *minutus*-Form

Inwieweit eine Verbindung von *Steneofiber eseri* zur *minutus*-Form besteht, bleibt im Rahmen der vorliegenden Arbeit offen. V. MEYER (1838) hat *Chalicomys minutus* anhand eines Unterkiefers aus Elgg als spezifisch von *Chalicomys jaegeri* unterschieden aufgestellt. Seine Zahnreihe soll so groß sein, wie die ersten drei Backenzähne im Unterkiefer von *Chalicomys eseri* (ESER 1847).

Neben der Größe läßt – nach der Beschreibung und Abbildung von STROMER (1928) und nach Studium seines Materials – nur der P4 sup. auch eine morphologische Unterscheidung zwischen *St. eseri* und *St. minutus* zu: der P4 sup. ist bei *minutus* dreieckig, Hypo- und Paraflexus liegen deutlich in einer Linie, und der Paraflexus ist in eine kurze Parastria geöffnet.

Die in der Literatur angegebenen L/B-Werte für *Steneofiber minutus* (STROMER 1928) und den dazu synonymen *Monosaulax minutus* sensu CRUSAFONT et al. 1948 unterscheiden sich von den L/B-Werten von *St. eseri*, außer beim P4 inf.

Die *minutus*-Form wird von CRUSAFONT et al. 1948 und ebenfalls von ALDANA CARRASCO (1992) als *Monosaulax minutus* auf Gattungsebene von den anderen europäischen Bibern abgesetzt. Als Hauptunterscheidungsmerkmal von *Monosaulax* gegenüber den anderen Bibern wird die Größe angeführt (ALDANA CARRASCO (1992: 110): „*Monosaulax* se diferencia de otros géneros fundamentalmente por su reducida talla. De las especies de pequeña talla del género *Palaeomys* (*P. butselensis, P. dehmi* y *P.* aff. *dehmi*) por la mayor longitud de la hipostría e hipostríida...“ Betrachtet man die L/B-Werte von *Monosaulax minutus* (nach CRUSAFONT et al. 1948) und *Steneofiber minutus* (nach STROMER 1928), so ist klar, daß das europäische Material einer Art angehört. Die Art sollte als *Steneofiber minutus* bezeichnet werden, da der Bezug des Materials zur amerikanischen Gattung *Monosaulax* nicht klar ist. Allerdings ist zu bemerken, daß bei *Monosaulax* nach den Werten von CRUSAFONT et al. (1948) die M3 sup. länger sind als die M1/2 sup., was bei *Steneofiber minutus* nach STROMER (1928) nicht der Fall ist. Jedoch sind die Unterschiede nicht groß, und es liegen nur wenige Daten vor, so daß hieraus keine Schlüsse gezogen werden können. Denn die große metrische Variabilität bei *St. eseri* macht es durchaus wahrscheinlich, daß es sich hier um zufällige Unterschiede handelt.

Inwieweit die Gattungen *Steneofiber* GEOFFREY und *Monosaulax* STIRTON zu synonymisieren sind, ist ohne das Studium der amerikanischen Formen nicht zu entscheiden. CRUSAFONT et al. (1948) führen einige Unterschiede zwischen *Monosaulax* und *Steneofiber* an (wobei sie *St. eseri* zu *Monosaulax* stellen).

STIRTON führt *Monosaulax* in erster Linie für amerikanische Formen ein, die als *Steneofiber* beschrieben worden sind, und stellt die europäischen Formen *jaegeri, eseri* und *minutus* zu dieser Gattung. Nach den Abbildungen in der Revision von ursprünglich als *Steneofiber*-Arten aufgestellten Bibern von MATTHEW (1902) ist es schwierig, eine Gattungszugehörigkeit der Funde zu beurteilen. STOUT (in SKINNER & TAYLOR 1967) ist der Meinung, daß der Gattungsname *Monosaulax* mit *Eucastor* synonym und damit ungültig sei. VOORHIES & KORTH (in Vorbereitung) dagegen betonen, daß *Eucastor* und *Monosaulax* beides valide Gattungen sind.

SAMSON & RADULESCO (1971) stellen für diese kleine Biber-Form eine eigene Gattung *Euroxenomys* auf, was sicherlich nicht berechtigt ist, da sie als Typusart *Chalicomys minutus* v. MEYER 1838 angeben und damit ein Genusname verfügbar ist. Als Unterschied zu *Steneofiber* geben sie an, daß P4 sup. neben dem Sinus nur eine offene Synklinale, nämlich die erste (also die Parastria) habe. Da dies auch bei *Steneofiber* auftritt, ist die Aufstellung einer neuen Gattung nicht notwendig.

FRANZEN & STORCH (1975) sehen in *Steneofiber minutus*, *Monosaulax minutus* und *Chalicomys minutus* dieselbe Form und stellen diese zu *Trogontherium*. Eine Auffassung, die von MAYHEW (1978) übernommen wird, der außerdem noch andere Formen, wie *Boreofiber, Zamolxifiber, Romanocastor* und *Euroxenomys* zu *Trogontherium* stellt. Er unterscheidet *Trogontherium minutum*, wozu er die Form aus Dorn-Dürkheim stellt, *Tr. minus* und *Tr. cuvieri*. Er sieht in *Trogontherium minutum* (MEYER 1838), den er mit *St. minutus* gleichsetzt, das initiale Zeitsegment einer Linie, die zu *Trogontherium minus* und letztlich zu *Trogontherium cuvieri* führt.

FRANZEN & STORCH (1975) nennen verschiedene Gattungsmerkmale für *Trogontherium*, die auch bei der *minutus*-Form auftreten sollen. Als einziges deutlich von *Steneofiber* unterschiedenes Merkmal in der Dentition ist der verlängerte M3 sup. mit konischer Form zu nennen.

Vergleicht man jeweils die Längen der M3 sup. mit denen der M1/2 sup. der verschiedenen hier berücksichtigten Arten, so ist folgendes festzustellen (Abb. 36, 37):
- bei *St. viciacensis* ist M3 etwas kürzer als M1/2 (FILHOL 1879), ebenso ist es bei *St. eseri* von der Westtangente;
- bei *St. minutus* ist M3 geringfügig länger als M1/2 nach STROMER (1928) bzw. geringfügig kürzer nach HOFMANN (1893) (also M3 etwa gleichlang wie M1/2 sup.);
- bei *St. depereti* ist M3 etwa so lang wie M1/2, zumindest nicht länger;
- bei *Monosaulax minutus* ist M3 länger als M1/2 (CRUSAFONT et al. 1948) und
- bei *Trogontherium m. rhenanum* ist M3 deutlich länger als M1/2 (FRANZEN & STORCH 1975).

Diese Daten deuten darauf hin, daß man *Steneofiber minutus* und *Trogontherium minutum rhenanum* aufgrund des Längenverhältnisses von M1/2 sup. zu M3 sup. trennen muß. Außerdem tritt die kleine Biberart stratigraphisch schon früher auf als *Trogontherium* mit verlängertem M3 sup. *Trogontherium* könnte sich nach dem Zahnbau aus *Steneofiber* entwickelt haben, denn in *St. minutus* ist die Tendenz zu einem dreieckigen P4 sup. sowie der dreieckige M3 sup. angelegt. Aber nach SCHREUDER (1951) kann *Steneofiber* nicht der Vorläufer von *Trogontherium* gewesen sein, weil *Trogontherium* eine Artikulation zwischen Fibula und Calcaneus hat, die *Steneofiber* nicht hat.

Nach ihrer Darstellung ist das alte Gelenk zwischen Fibula und Calcaneus bei *Conodontes* erhalten geblieben, bei *Castor* allerdings fehle es und sei wohl früh in der Serie der Vorfahren verloren gegangen, da es schon bei den ältesten europäischen Arten von *Steneofiber* aus dem Aquitan nicht mehr beobachtet werden könne. Schreuder (1929: 307) schreibt allerdings auch: „The joint between fibula and calcaneum ... has no prepondering systematic significance either. It happens that species of the same genus are seen with and without this joint". Gerade die letzte Feststellung läßt daran zweifeln, ob die Fibula-Calcaneus Artikulation bei *Trogontherium* ein Argument gegen die Ableitung der Gruppe von *Steneofiber* darstellt. Es ist zu wenig über die Osteologie von *St. viciacensis* und *St. eseri* bekannt, um das Merkmal zu überprüfen; weder Filhol (1879) noch Friant (1937) geben Hinweise auf das Fibula-Calcaneus-Gelenk.

Die Schwierigkeit, die Grenze zwischen den Gattungen *Steneofiber* und *Trogontherium* in dieser Entwicklungslinie zu ziehen, wird deutlich. Da die älteren, kleinen Biberformen nicht den für *Trogontherium* charakteristischen verlängerten M3 sup. aufweisen, verwende ich für sie den Namen *Steneofiber* und erst bei *Trogontherium minutum rhenanum* den Gattungsnamen *Trogontherium*.

Bergounioux & Crouzel (1964) unterscheiden in den mittelmiozänen Sedimenten von Sansan nochmals zwischen *Steneofiber minutus* v. Meyer und *St. minimus* Filhol, wobei *St. minimus* etwas größer sein soll als *St. minutus*. Die Untersuchung der *Steneofiber* von der Westtangente zeigt die große metrische Streuung besonders für P4 inf., so daß es problematisch erscheint, anhand der wenigen Zähne, die von Bergounioux & Crouzel (1964) beschrieben werden, eine Aufteilung in zwei Arten zu begründen. Von Ginsburg (1967) sind die beiden von Bergounioux & Crouzel (1964) unterschiedenen kleinen Biber aus Sansan zu *St. minutus* zusammengefaßt worden.

Schlußfolgerungen

Der dargestellte Unterschied im Längenverhältnis von M3 sup. zu M1/2 sup. deutet zwei parallele Entwicklungslinien von *St. viciacensis*/*St. eseri* ausgehend an: eine zu *St. depereti*, wo der M3 sup. nicht verlängert wird, und eine über die *minutus*-Form zu *Trogontherium*, die eine Verlängerung des M3 sup. aufweist.

Es wäre aber auch denkbar, daß sich *St. minutus* direkt von den kleinen oligozänen *Steneofiber*-Arten ableitet.

Die Betrachtung der L/B-Werte verschiedener Biber der einzelnen Zahnpositionen (Abb. 32–37) zeigt, daß die Werte des P4 inf. für *St. eseri*, *St. viciacensis*, *St. depereti* und *Tr. m. rhenanum* kaum zu trennen sind, obwohl sie aus verschiedenen Zeiten stammen. Auch morphologisch gleichen sich diese Zähne. Für die D4 inf. ist eine Aussage schwierig, weil nur wenige Vergleichswerte vorliegen (Abb. 32). Die Werte für D4 inf. von *St. depereti* liegen am oberen Rand und die von *Tr. m. rhenanum* am unteren Rand der Punktwolke von *St. eseri* der Westtangente. Deutlich von *St. eseri* abgegrenzt ist der Wert des D4 inf. von *Monosaulax minutus* und *St. viciacensis*.

Die unteren Molaren dieser Arten unterscheiden sich leicht in der Größe, wobei allerdings Überschneidungen zwischen den Punktwolken existieren.

Morphologische Unterschiede treten bei den P4 sup. und M3 sup. auf: während *St. viciacensis* und *St. eseri* rechteckige P4 sup. haben, zeigt *St. depereti* einen leicht dreieckigen und *St. minutus* und *Tr. m. rhenanum* einen deutlich dreieckigen P4 sup.

Unterschiede liegen auch in dem Längenverhältnis von M1/2 zu M3 sup. Dies zeigt, daß sich der Unterkiefer und vor allem der P4 inf. konservativ verhält und kaum taxonomische Besonderheiten aufweist. Auf diese Tatsache weist MISONNE (1957: 5) bei der oligozänen Form *St. butselensis* hin: „Les molaires inférieures sont moins caractéristiques et ne diffèrent guère de celles de *Steneofiber viciacensis* Gervais". Und auch STEHLIN (1925, zitiert nach VIRET & MAZENOT 1948) spricht die Unmöglichkeit der morphologischen Trennung der *Steneofiber*-Arten aus: „entre les *Steneofiber* des phases succesives du Miocène, il n'existe pas des différences morphologiques palpables; on ne peut caractériser les mutations que par la taille or les forts sujets du Burdigalien de Baigneaux atteignent déjà la taille habituelle du *St.jaegeri* du Vindobonien supérieur de Käpfnach."

Die Betrachtung der metrischen Werte der Incisiven verschiedener Arten ist schwierig, weil wenige Vergleichsdaten vorliegen (Abb. 5). Da die Form der Incisiven bei *Steneofiber* recht gleichförmig ist, ist die Heranziehung dieser Zähne zu systematischen Überlegungen kaum möglich, obwohl CRUSAFONT et al. (1948) und SAMSON & RADULESCO (1971) Unterschiede in den Incisiven zwischen verschiedenen Bibern angeben. Ihre Unterscheidung zwischen konvexer, leicht konvexer und semiplaner Schmelzseite ist problematisch, da eine solche Einteilung subjektiv bleibt. Außerdem spielt ein Größeneffekt bei der Beurteilung eine Rolle: bei größeren Incisiven wirkt dieselbe Krümmung des rostralen Schmelzbandes anders als bei kleinen.

Die Schwierigkeit, die *Steneofiber*-Arten taxonomisch anhand der Zähne zu trennen, wird in dieser Diskussion deutlich. Im Laufe der Evolution der *Steneofiber*-Arten ist es zu einer graduellen Größenzunahme ohne deutliche morphologische Veränderungen gekommen, wie auch HÜNERMANN (1966) feststellt: „Nicht nur der Kronenbau der Molaren sondern auch der des Praemolaren ist innerhalb der Castoridae prinzipiell so gleichförmig, daß man ihn seit Beginn des Miozäns als konstant ansehen muß, was Funde aus der Molasse und aus Spaltenfüllungen beweisen. Unterschiede sind lediglich darin zu sehen, daß die Querschnittsgröße und die Hypsodontie allmählich zugenommen haben. Die Variabilität der Schmelzfiguren ist hingegen nicht bereichert worden."

6. Evolution der miozänen Biber in Europa anhand der Zähne

Die Beobachtungen an *Steneofiber eseri* zeigen, daß evolutive Veränderungen in der *Steneofiber-Palaeomys*- und in der *Steneofiber-Trogontherium*-Linie am Oberkiefer stärker sind und sich der Unterkiefer konservativer verhält. An den einzelnen Zähnen gehen die Entwicklungen von den Zahnspitzen aus und sind daher bei abgenutzten Zähnen nicht zu beurteilen. Die Entwicklung äußert sich insbesondere in einer schrittweisen Verlängerung der Striae/iide, einer generellen Größenzunahme und einer Verstärkung der Hypsodontie. Neben der Verlängerung der Striae/iide an den einzelnen Zähnen wird die Zahnreihe im ganzen etwas länger und der Praemolar, besonders im Unterkiefer, im Verhältnis zu den Molaren verlängert. Dies ist bei *Castor* nicht so deutlich, weshalb er nicht in diese Entwicklungslinie eingereiht werden kann. Dabei ist die Unterkieferzahnreihe immer länger als die Oberkieferzahnreihe.

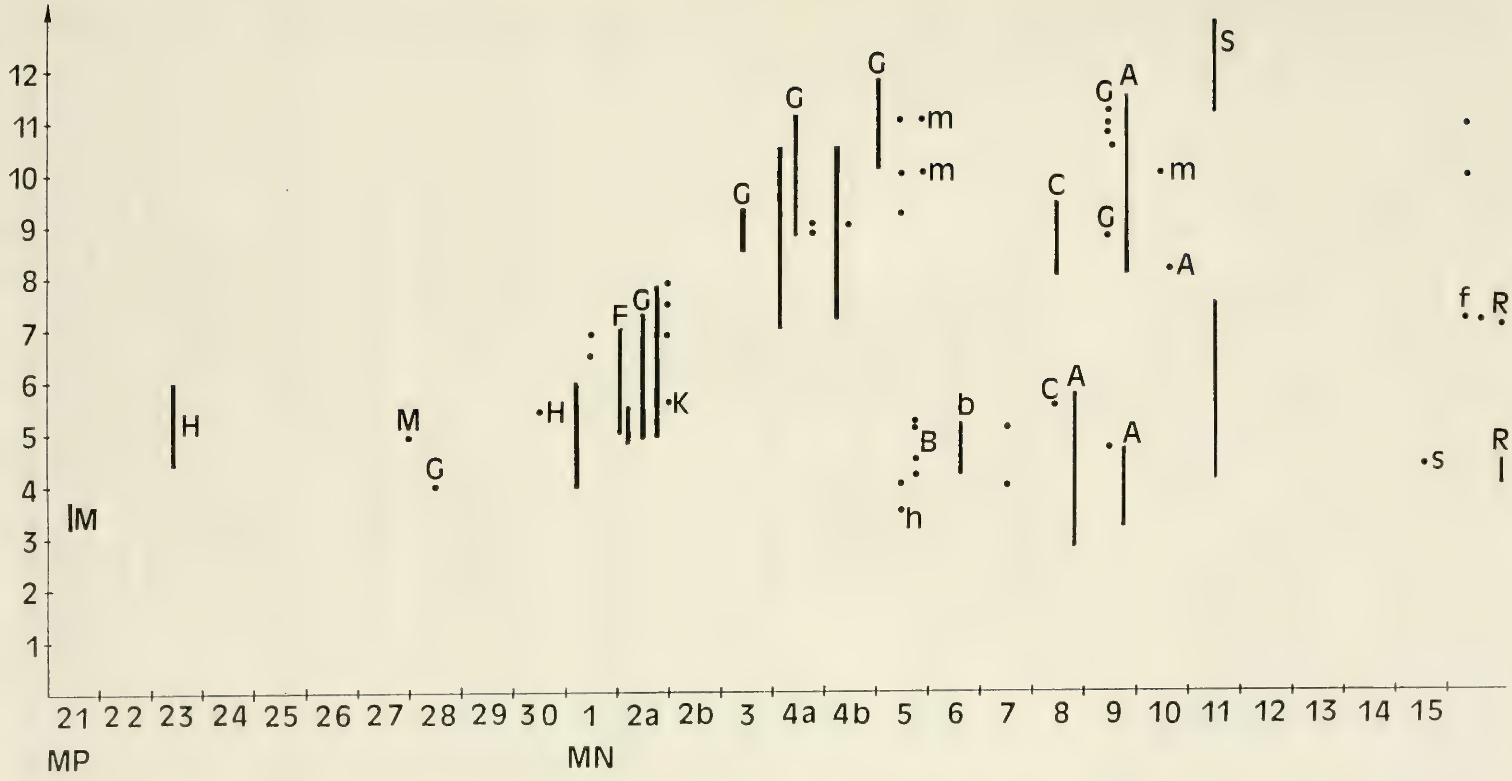


Abb. 40. Längen einiger P4 inf. verschiedener Biber nach Alter der Fundstellen aufgetragen. Auf die Eintragung von Artnamen wird hier verzichtet. Die Daten entstammen verschiedener Literatur (A – Aldana Carrasco 1992; B – Bergounioux & Crouzel 1964; C – Crusafont et al. 1948; f – Fejfar 1964; F – Filhol 1879; G – Ginsburg 1971; h – Hofmann 1893; H – Hugueney 1975; K – Kuss 1960; m – Mayet 1908; M – Misonne 1957; R – Radulesco & Samson 1967, 1972; s – Sulimski 1964; S – Franzen & Storch 1975) sowie eigenen Messungen in verschiedenen Sammlungen (nicht gekennzeichnet).

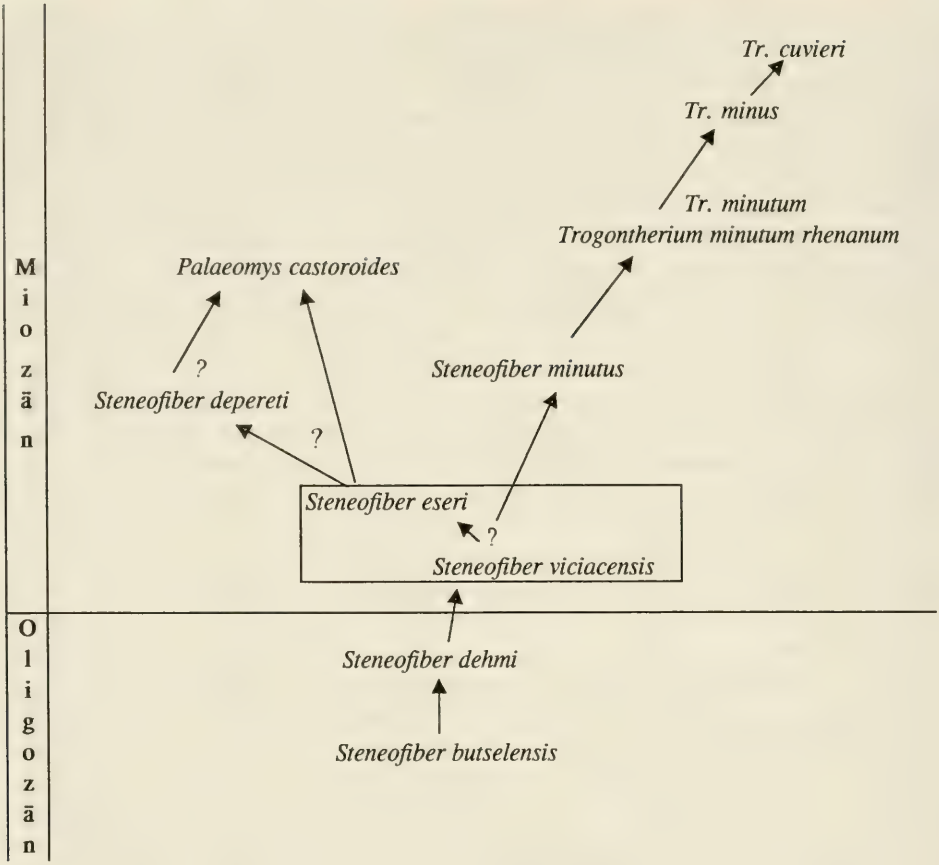

Tr. cuvieri
Tr. minus
Tr. minutum
Trogontherium minutum rhenanum
Palaeomys castoroides
?
Steneofiber depereti
Steneofiber minutus
?
Steneofiber eseri
?
Steneofiber viciacensis
Steneofiber dehmi
Steneofiber butselensis
Miozän
Oligozän

Abb. 41. Hypothetische Phylogenie der europäischen miozänen Biber der *Steneofiber*-Linie anhand der Zahnmorphologie.

Die Auftragung der Zahnreihenlängen und der L/B-Werte einzelner Zahnpositionen, bes. P4 inf. (Abb. 40), in Abhängkeit vom Alter der Fundstelle gibt einige Hinweise zur Evolution der Biber (Abb. 41):

- Die Schmelzfalten werden länger und nehmen immer mehr Raum auf der Kaufläche ein.
- Aus dem Oligozän sind nur wenige Biber aus wenigen Fundstellen bekannt, die alle klein sind.
- Zu Beginn des Miozäns setzt eine starke metrische Variabilität ein, wie sie bei *St. viciacensis* aus St. Gérand und *St. eseri* von der Westtangente und im Mainzer Becken festzustellen ist.
- Aus dieser heterogenen Gruppe entwickelt sich die größere Form *St. depereti* und wohl parallel die kleine Form *St. minutus*; diese Arten verlängern den M3 sup. nicht.
- Auf *Steneofiber* läßt sich *Palaeomys castoroides* zurückführen, der die grundlegende Zahnmorphologie von *Steneofiber* beibehält, aber die Hypostriae/iide in den Praemolaren bis zur Zahnbasis hin verlängert und auch die anderen Striae/iide verlängert. In dieser Entwicklungslinie wird der P4 sup. stärker dreieckig. Es fragt sich aufgrund der recht früh auftretenden P4 inf. mit zur Basis durchgehenden Hypo-

striide, ob sich *Palaeomys* und *St. depereti* nicht etwa gleichzeitig von *St. eseri/viciacensis* ableiten, oder ob *Palaeomys* auf *St. depereti* zurückgeht.

– Über die *St. minutus*-Form entwickelt sich *Trogontherium* mit deutlich verlängerten M3 sup. Auch in dieser Linie wird der P4 sup. stärker dreieckig. Die Formen von *Trogontherium* erlebten eine Größenzunahme im oberen Miozän bis Pleistozän (MAYHEW 1978).

– Die Aufspaltung in eine größere und kleinere Form wird beim Material von Langenau, Günzburg/Reisensburg und Steinheim deutlich, wo jeweils eine kleine und eine große Biber-Art zusammen vorkommen:

In Langenau (MN 4b) (Material SMNS) handelt es sich um *St. minutus* und *St. depereti* (Abb. 42), in Günzburg/Reisensburg (MN 5) (Material BSP) und in Steinheim (MN 7) (Material SMNS) um *Palaeomys castoroides* und *St. minutus* (Abb. 43; Tab. III).

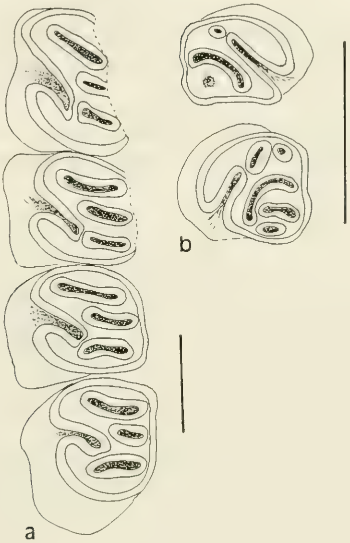


Abb. 42. Großer und kleiner Castoride aus Langenau; Balken = 5mm.
a: Mandibularzahnreihe sin. von *St. depereti*; SMNS 40686.
b: M 1/2 sup. sin. von *St. minutus*; SMNS 43113; M3 sup. dext. von *St. minutus*; SMNS 43131.
c: buccale, occlusale und linguale Ansicht eines P4 dext.

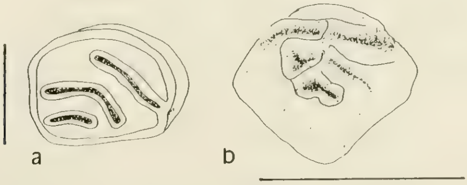


Abb. 43. Großer und kleiner Castoride aus Steinheim; Balken = 5mm.
a: stark usierter M1/2 sup. sin. von *St. depereti*; SMNS 46196.
b: Keim eines P4 sup. sin. von *St. minutus*; SMNS 42774.

7. Zusammenfassung der taxonomischen Zahn-Merkmale

Es wird versucht, die für die Taxonomie wichtigen morphologischen Merkmale der diskutierten Biber zusammenfassend darzustellen. Die Beschreibungen basieren auf den Untersuchungen des in der Einleitung erwähnten Materials sowie bei *Trogontherium* im wesentlichen auf den Abbildungen von Schreuder 1929.

Gattung *Steneofiber* Geoffrey 1833

- Zähne subhypsodont mit deutlichen Wurzeln; Praemolar ist der längste Zahn in der Mandibular- und Maxillarzahnreihe; Striae/iide nie mit Zement gefüllt;
- Backenzähne mit Hypostria/iid, das jeweils bis in das untere Drittel der Kronenhöhe zieht und Mesostria/iid, das etwa ein Viertel der Kronenhöhe hinabzieht;
- M inf. quadratisch bis rechteckig, werden mit zunehmender Usur breiter und kürzer;
- M sup. durch stark gebogenen Mesoflexus charakterisiert; M3 sup. nicht verlängert, etwa so lang oder geringfügig kürzer als M1/2 sup.; variabel in der Verteilung der Fossetten;
- Incisiv mit leicht convexer Schmelzseite; dreieckig im Querschnitt, eher etwas länger als breit (vgl. Abb. 4 für Meßstrecken); glatter bis leicht geriefter Schmelz.

Steneofiber eseri (v. Meyer 1846)

- P4 inf. etwa achtförmig in unabgekautem Zustand; nur mit Hypo- und Mesostriid; Ansätze zu lingualer oder mesialer Öffnung von Parafossettid vorhanden;
- M inf. Para- und Metafossettid zeigen in unabgenutztem Zustand Öffnung nach lingual, von Striiden kann kaum gesprochen werden; 1 zusätzliches mesiales Fossettid, so lange Mesostriid nicht geschlossen ist; M1,2,3 inf. morphologisch gleichförmig, M3 nur geringfügig kleiner;
- P4 sup. rechteckig in der Grundform; Parafossette zeigt in wenig abgekautem Zustand Öffnung nach lateral; Parafossette mesial von Hypoflexus gelegen;
- M1,2 sup. etwa quadratisch, werden mit zunehmender Usur breiter; Ansätze zu Metastriae sind vorhanden; M3 sup. Tendenz zu dreieckigem Kauflächenquerschnitt.

– P4 inf.	Ansätze zu 1–2 Striiden lingual
– M inf.	Ansätze zu 3 Striiden lingual
– P4 sup.	2 kurze Striae buccal
– M sup.	1–2 Striae buccal

Steneofiber viciacensis Gervais 1852

Wie *Steneofiber eseri*, nur etwas kleiner.

Steneofiber depereti Mayet 1908

- Backenzähne stärker hypsodont als bei *St. eseri* und *St. viciacensis*; Para- und Metafossetten/ttiden füllen in buccal-lingualer Richtung größeren Bereich der Kaufläche aus;
- M inf. Para- und Metastriid eher sichtbar, länger als bei *St. eseri* und *viciacensis*;

– P4 sup. Kauflächenquerschnitt stärker dreieckig und mit Parastria; Parafossette auf der Kaufläche in deutlicher Verlängerung des Hypoflexus gelegen, beide bilden eine Linie im vorderen Drittel des Zahnes.

Steneofiber minutus v. MEYER 1838

– P4 sup. Kauflächenquerschnitt dreieckig; Paraflexus in deutlicher Verlängerung des Hypoflexus gelegen, beide bilden eine Linie im vorderen Drittel des Zahnes; kurze Parastria vorhanden;
– kleinere Zähne als *St. viciacensis*; M3 sup. etwas kürzer als M1/2 sup.

Gattung *Palaeomys* KAUP 1832

Palaeomys castoroides KAUP 1832

Bezug: Material aus Eppelsheim, Slg Darmstadt.
– Zähne hypsodont, bilden aber spät noch kurze Wurzeln aus; Para- und Metafossetten/ttide auf der Kaufläche sehr lang, fast vom ligualen Rand bis zum buccalen Rand durchgehend, gerade bis leicht gebogen oder gewellt; Striae/iide teils mit Zement gefüllt;
– Incisiv mit glattem bis leicht gerieftem Schmelz; Schmelzband nach rostral gerade bis leicht gewölbt;
– P4 inf. längster Zahn im Unterkiefer, länglich bis leicht 8-förmig; Hypostriid breit, bis zum Wurzelansatz durchziehend; Mesostriid lang, zwischen der Hälfte der Kronenhöhe und fast der Basis des Zahnes. Wie das Material zeigt, sind die Striide variabel (Abb. 39): 3 von 4 P4 inf. haben ein Parastriid, das etwa halb so lang ist wie das Mesostriid, 1 Zahn hat nur Metastriid, das etwa halb so lang ist wie Mesostriid, 1 Zahn hat sowohl Para- als auch Metastriid; hier ist Parastriid länger als Metastriid; 2 Zähne zeigen Para- und Mesostriid, hier könnte Metastriid schon geschlossen sein; 2 Zähne sind lingual vor Parastriid im unteren Kronenbereich nochmals eingekerbt;
– M inf., ein wenig abgekauter zeigt Para-, Meso- und Metastriid, beide ca. halb so lang wie Mesostriid, dies weniger als 1/3 der Kronenhöhe lang; Hypostriid bis fast zur Kronenbasis;
– P4 sup. längster Zahn in der Zahnreihe; M1, 2, 3 sup. etwa gleichlang; P4 sup. Hypostria bis zur Basis oder bis fast zur Basis; Kaufläche rechteckig bis deutlich dreieckig, je nach Abkauungsgrad; wenig usierter P4 sup. zeigt Para-, Meso- und Metastria, wobei Parastria am längsten und fast so lang wie Hypostria ist, Mesostria etwa 1/3 der Kronenhöhe und Metastria etwa halb so lang wie Mesostria, d. h. bei stärker usierten Zähnen nur Para- und Mesostria zu erkennen; Hypoflexus zieht auf der Kaufläche gerade nach mesio-lingual und liegt in einer Linie mit dem Paraflexus;
– M3 sup. zeigt Para-, Meso- und Metastria; es ist anzunehmen, daß dasselbe Muster für die anderen M sup. auch gilt. M3 sup. hat eine dreieckige Grundform, ist aber nicht konisch verlängert.

– P4 inf.	3 Striide lingual
– M inf.	2–3 Striide lingual
– P4 sup.	3 Striae buccal
– M sup.	3 Striae? – nach M3 sup. wahrscheinlich

Gattung *Trogontherium* FISCHER 1809

– Striae/iide nie mit Zement gefüllt wie bei *Castor*; Para-, Meso- und Metastriae/iide in allen Zähnen deutlich und lang; Hypostria/iid reicht nicht bis zur Kronenbasis;
– im Laufe der Evolution Größenzunahme der Arten (vgl. MAYHEW 1978);
– P4 inf. längster Zahn in der Mandibularzahnreihe, rechteckig, in juvenilem Zustand 8-förmig, länglich oval bei starker Usur; Hypostriid ca. 1/2 bis 1/3 der Kronenhöhe (Unterschied kommt durch Wachstum des Zahnes Zustande); Para-, Meso- und Metastriid; Mesostriid am längsten, Metastriid etwas kürzer als Parastriid; 1 Zahn zeigt kein Parastriid, aber mesial von der Position des Parastriids eine Kerbe; Para- und Metafossette auf Kaufläche sehr lang;
– M1–3 inf. morphologisch ähnlich, rechteckig bis quadratisch, in sehr stark usiertem Zustand leicht oval; dann nur noch Hypo- und Mesofossettid vorhanden; in juvenilen M inf. Para-, Meso- und Metafossettide offen;
– P4 sup. und M3 sup. die längsten Zähne, mit zunehmender Usur wird M3 sup. länger als P4 sup.;
– P4 sup. leicht dreieckig, variiert bei den Arten; Hypostria nicht zur Basis durchgehend; liegt im vorderen Drittel des Zahnes; Para- Meso- und Metastria, wobei Metastria am kürzesten ist; Mesoflexus stark gebogen und zieht disto-lateral bis zum lingualen Schmelzrand; auch Metaflexus stark gebogen; im hinteren Bereich des Zahnes ist der äußere Schmelz sehr dünn, oder stark abgenutzt, so daß er kaum in Erscheinung tritt und es so aussieht, als würden Metaflexus und Mesoflexus in den hinteren Zahnrand hineinragen; Hypo- und Paraflexus auf der Kaufläche in einer Linie;
– M1/2 sup. rechteckig bis leicht dreieckig, mit zunehmender Usur werden sie stärker oval; in wenig usiertem Zustand Para- und Hypoflexus in einer Linie; liegen beide im vorderen Drittel des Zahnes; Meso- und Metaflexus stark gebogen, ähnlich wie beim Praemolar; mit Para-, Meso- und Metastria;
– M3 sup. dreieckig, konisch verlängert, was mit fortschreitender Usur verstärkt wird; im distalen Bereich zusätzliche Fossetten, die nach außen offen sind.

– P4 inf.	3 Striide lingual
– M inf.	3 Striide lingual
– P4 sup.	3 Striae buccal
– M sup.	3 Striae buccal

Gattung *Castor* LINNÉ 1758

Castor fiber LINNÉ

– Striide/iae mit Zement gefüllt;
– Incisiven der adulten Tiere mit fast geradem Schmelzband nach rostral, aber bei juvenilen Tieren ist es konvex gebogen; glatter Schmelz;
– Para-, Meso- und Metaflexid/us jeweils lang, ziehen auf der Kaufläche fast bis zur gegenüberliegenden Seite;
– P4 inf. längster Zahn im Unterkiefer, der Längenunterschied zu M inf. aber nicht so ausgeprägt wie bei *Steneofiber*; Grundform rechteckig; Hypostriid reicht bis fast zur Kronenbasis, bei stark abgekauten Zähnen ist der Abstand zur Basis größer (bedingt durch Hypsodontie); Para-, Meso-, und Metastriid; Mesostriid bis fast zur

Wurzel, Parastriid geringfügig kürzer, Metastriid noch etwas kürzer; Form und Verteilung der Fossettiden variabel (vgl. Hünermann 1966); Mesoflexid zieht mit zunehmender Usur stärker gebogen nach mesio-buccal;
– M inf. Länge und Breite nimmt von M1 zu M3 ab; Striide und Fossettiden wie bei P4; Para-, Meso- und Metaflexid bleiben im wesentlichen gerade;
– P4 sup. leicht dreieckig, besonders bei stärkerer Usur; längster Zahn im Oberkiefer; Hypostria nicht ganz bis zur Basis durchziehend, aber doch lang; Para-, Meso- und Metastria; Para- und Mesostria etwa gleich lang, Mesostria ca. 1/3 kürzer als Hypostria; Metastria etwas kürzer; Hypo- und Paraflexus im vorderen Drittel des Zahnes in einer Line;
– M sup. Länge und Breite nehmen von M1 nach M3 ab; M1/2 sup. rechteckig, im juvenilen Stadium länger als breit, mit zunehmender Usur etwas breiter als lang; Mesoflexus gebogen, Hypo- und Paraflexus in einer Linie, im vorderen Teil des Zahnes, aber nicht so ausgeprägt im vorderen Drittel wie bei P4 sup.; mit zunehmender Usur wird Hypoflexus mächtiger und Parafossette verschwindet; Meso- und Metaflexus lang, später dominiert der gebogene Mesoflexus auf der Kaufläche und für Metafossette nur wenig Raum; Para-, Meso- und Metastriae wie bei P4 sup.;
– M3 sup. dreieckig, in der Länge gegenüber den anderen Molaren leicht reduziert; Paraflexus auf der Kaufläche länger als Hypoflexus (kann aber ein variables Merkmal sein); Mesoflexus scheint in juvenilen Zähnen den distalen Bereich des Zahnes durch eine Öffnung sowohl lingual als auch buccal abzuschnüren; distal mehrere isolierte Schmelzinseln, im usierten Zustand nur noch Metafossette.

- P4 inf. 3 Striidae lingual, lang
- M inf. 3 Striidae lingual, lang
- P4 sup. 3 Striae buccal,
- M sup. 3 Striae buccal

8. Literatur

Aldana Carrasco, E. J. (1992): Los Castoridae (Rodentia, Mammalia) del Neógeneo de Cataluña (España). – Treb. Mus. geol. Barcelona **2**, 99–141; Barcelona.

Baudelot, S. (1972): Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). – Thèse Univ. Toulouse, 364+XVI S., 90 Abb., 16 Taf.; Toulouse.

Bergounioux, F.-M. & Crouzel, F. (1964): Sur quelques Castoridés du bassin d'Aquitaine. – Bull. Soc. géol. France, sér. 7, **6**: 253–258; Paris.

Bucher, H., Ginsburg, L. & Cheneval, J. (1985): Nouvelles données et interprétations sur la formation des gisements de vertébrés aquitaniens de Saint-Gérand-Le-Puy (Allier, France). – Geobios, **18**/6: 823–832, 6 Abb.; Lyon.

Crusafont, P. M., Villata, F. & Bataller, I. R. (1948): Los Castores fossiles de España. Parte 1 und 2. – Bol. Inst. Geol. España, **61**: 319–449, 11 Taf.; Madrid.

Djoskin, W. W. & Safanow, W. G. (1972): Die Biber der Alten und Neuen Welt. – Die Neue Brehm Bücherei, **437**, 168 S., 50 Abb., 25 Abb.; Lutherstadt.

Eser (1847): Vorzeigung von Fossilien aus dem Portland-Kalk und dem Süßwasserkalk von Ulm (Vortragsreferat). – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **2**: 147, Taf. 3, Abb. 1a,b; Stuttgart.

Fejfar, O. (1964): The Lower-Villafranchian vertebrates from Hajanácka near Filákovo in Southern Slovakia. – Rozpr. ústredn. ústav gel., **30**: 1–115, 58 Abb., 20 Taf.; Praha.

Filhol, M.H. (1879): Étude des mammifères fossiles de Saint-Gérand le Puy (Allier). – Ann. Sci. géol., **10**: 1–252, 30 Taf.; Paris.

Franzen, J. J & Storch, G. (1975): Die unterpliozäne (turolische) Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland); 1. Entdeckung, Geologie, Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia. Grabungsergebnisse 1972–1973. – Senckenbergiana lethaea, **56**/4–5: 233–303, 8 Taf.; Frankfurt.

Freye, H-A. (1959): Descriptive Anatomie des Craniums vom Elbe-Biber (*Castor fiber albicus* Matschie 1907). – Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. R., **8**: 913–962, 29 Abb.; Halle.

Friant, M. (1937): Recherches sur les charactères ostéologiques des Castoridés (*Steneofiber, Castor*). – Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, sér. 6, **14**: 105–124, pl. 8 & 9; Paris.

Geoffrey, E.-F. (1833): Considérations sur des ossemens fossiles la plupart inconnus, trouvés et observés dans les bassins de l'Auvergne. – Révue encyclopédique (Paris), **59**: 76–95; Paris.

Gervais, P. (1859): Zoologie et Paléontologie française. (Animaux vertébrés): Première partie: Mammifères. 2. Ed., 544 S., 84 Taf.; Paris (Arthur Bertrand).

Ginsburg, L. (1967): Une faune de Mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimbez (Landes). – Bull. Soc. géol. France, sér. 7, **9**: 5–18; Paris.

– (1971): Sur l'évolution des *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) en France. – C.R. Acad. Sci. Paris, sér. D, **273**: 2159–2161; Paris.

– (1975): Étude paléontologique des Vertébrés pliocènes de Pont-de-Gail (Cantal). – Bull. Soc. géol. France, sér. 7, **17**: 752–759, 1 Taf.; Paris.

Heizmann, E. P. J, Bloos, G., Böttcher, R., Werner, J. & Ziegler, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: zwei neue Wirbeltier-Faunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **153**: 14 S., 6 Abb.; Stuttgart.

Hofmann, A. (1893): Die Fauna von Göriach. – Abh. kais.-k. geol. Reichsanst., **15**/6: 1–87, 17 Taf.; Wien.

Hugeney, M. (1975): Les Castoridae (Mammalia, Rodentia) dans l'Oligocène d'Europe. – Colloques Internat. Centre National de la Recherche Scientifique, **218**: 791–804, 2 Taf.; Paris.

Hugeney, M. & Escuillié, F. (1995): K-strategy and adaptive specialization in *Steneofiber* from Montaigu-le-Blin (Dept. Allier, France; Lower Miocene, MN 2a ± 23 Ma): first evidence of fossil life-history strategies in castorid rodents. – Palaeogeography, -climatology, -ecology, **113**: 217–225; Amsterdam.

Hünermann, K. A. (1966): Der Bau des Biber-Praemolaren und seine Verwendbarkeit für die Systematik der Castoridae (Rodentia, Mammalia). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **125**: 227–234, Stuttgart.

Kaup, J. J (1832): Beschreibung dreier Gattungen urweltlicher Nager des zoologischen Museums zu Darmstadt, welche von den jetzt lebenden Genera verschieden sind. – Isis, **1832**/9: 992–995, Taf. 26; Leipzig.

– (1839): Mitteilungen an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal., **1839**: 315–316; Stuttgart.

Kuss, S. F. (1960): Eine neuentdeckte Säugetierfauna aus dem Aquitan von Büchelberg in der Pfalz. – Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch., **88**: 29–62, Taf. 3–7; Wiesbaden.

Lartet (1851): Notice sur la colline de Sansan. 47 S.; Auch (Portes).

Lavocat, R. (1951): Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. 153 S., 26 Taf., 1 Karte; Paris (Editions Sciences et Avenir).

Matthew, W. D. (1902): A horned rodent from the Colorado Miocene. With a revision of the Mylagauli, beavers, and horned hares of the American Tertiary. – Bull. Amer. Mus., **16**: 291- 310; New York.

Mayet, L. (1908): Étude des Mammifères Miocènes des sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. – Ann. Univ. Lyon, n. s. 1, **24**: 1–336, 100 Abb., 12 Taf.; Lyon & Paris.

Mayhew, D. F. (1978): Reinterpretation of the extinct beaver *Trogontherium*. – Phil. Trans. R. Soc. London S. B., **281**: 407–438, 9 Abb.; London.

– (1979): Evolution of a dental character in the beaver *Castor fiber* L. (Mammalia: Rodentia). – Zool. J. Linn. Soc., **65**: 177–184; London.

Meyer, H. v. (1838): Mitteilungen an Prof. Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal., **1838**: 413–418, Stuttgart.

– (1846): Mitteilungen an Prof. Bronn. N. Jb. Min. Geol. Pal., **1846**: 462–476; Stuttgart.

Misonne, X. (1957): Mammifères oligocènes de Hoogbutsel et de Hoeleden. – Bull. Inst. R. Sci. nat. Belgique, **33/51**: 1–16, 2 Taf.; Brüssel.

PIECHOCKI, R. (1977): Zahnanomalien beim Elbebiber *Castor fiber albicus*. – Hercyna, NF **14/2**: 187–195; Leipzig. – [1977a]

– (1977): Ökologische Todesursachenforschung am Elbebiber (*Castor fiber albicus*). – *In*: STUBBE, H. (Hrsg.): Beiträge zur Jagd- und Wildforschung **10**: 332–341; Berlin. – [1977b]

– (1986): Osteologische Kriterien zur Altersbestimmung des Elbebibers *Castor fiber albicus*. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden, **41/15**: 177–183; Dresden.

PIECHOCKI, R. & STIEFEL, A. (1977): Zahndurchbruch und Zahnwechsel beim Elbebiber, *Castor fiber albicus*. – Anat. Anz., **142**: 374–384; Dresden.

POMEL, A. (1847): Note sur des animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. – Bull. Soc. géol. France, **4**: 378–385, Taf. 4; Paris.

– (1853): Cataloque méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier, 1853; Paris (Baillière).

RADULESCO, C. & SAMSON, P.-M. (1967): Observations sur les Castoridés du Villafranchien inférieur de Romanie. – C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, **265**: 591–594; Paris.

RADULESCO, C. & SAMSON, P.-M. (1972): Nouvelles données sur les Castoridés (Rodentia, Mamm.) du Villafranchien inférieur de la Dépression de Brasov (Roumanie). – N. Jb. Geol. Pal. Mh., **1972/2**: 95–107; Stuttgart.

ROTHAUSEN, K. (1969): Zonierung und Konnexe einer Abfolge oberaquitaner Land-Ökosysteme. – Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch., **97**: 81–97; Wiesbaden.

– (1988): Carnivoren im Kalktertiär (Oberoligozän-Untermiozän) des Mainzer Beckens (1. Amphicyonidae). – Geol. Jb., A, **110**: 241–260; Hannover.

SAMSON, P.-M. & RADULESCO, C. (1971): Remarques sur l'évolution des Castoridés (Rodentia, Mammalia). – Livre du cinquantennaire de l'Institut de Spélologie „Émile Racovitza", Colloque natl. de Spéologie, **1971**: 437–449; Bucarest.

SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. – Palaeontographica, **31**: 19–162, 7 Taf.; Cassel.

– (1924): Tertiary Vertebrates from Mongolia. – Palaeontologica Sinica, Ser. C, **1**: 1–132, 6 Taf.; Peking.

SCHREUDER, A. (1929): *Conodontes* (*Trogontherium*) and *Castor* from the Teglian Clay compared with the Castoridae from other localities. – Archives du Musée Teyler, sér. III, **6**: 99–321, 16 Taf.; Haarlem.

– (1931): *Conodontes*, *Trogontherium* and the other Castoridae. – Pal. Z., **13**, 148–176; Berlin.

– (1951): The three species of *Trogontherium*, with a remark on *Anchitheriomys*. – Archives Néerlandaises de Zoologie Leiden, **8/4**: 400–433; Leiden.

SKINNER, M. F. & TAYLOR, B. E. (1967): A revision of the geology and paleontology of the Bijou Hills, South Dakota. Darin: Addendum: rodent identification by T. M. Stout. – Amer. Mus. Novitates, **2300**: 1–53; New York.

STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S. (1950): Die Trigonodontie der simplidentaten Nager. – Schweiz. Palaeont. Abh., **67**: 5–385, 620 Abb.; Basel.

STIRTON, R. A. (1935): A review of tertiary beavers. – Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **23/13**: 391-458, 142 Abb., 2 Kt., 2 charts; Berkeley.

STROMER, E. (1928): Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-nat. Abt., **32/1**: 1–71, 3 Taf.; München.

SULIMSKI, A. (1964): Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Weze 1 (Poland). – Acta Palaeontologica Polonica, **9/2**: 1–244, 16 Taf.; Warszawa.

TULLBERG, T. (1899): Über das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie. – Nova Acta Reg. Soc. Upsal., Ser. 3, **18**: 1–514; Upsala.

VIRET, J. (1925): Sur la faune de Rongeurs de Saint-Gérand-le-Puy (Allier). – C.R. Acad. Paris, **181/1**: 337–339; Paris.

– (1929): Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon, n. s. 1, **47**: 1–305., 32fig, 32 Taf.; Lyon/Paris.

VIRET, J. & MAZENOT, G. (1948): Nouveaux restes de mammifères dans le gisement de lignite Pontien de Soblay (Ain). – Ann. Paléont./Vertébrés, **34**: 19–58, 2 Taf; Paris.

VOORHIES, M. R. & KORTH, W. W. (in Vorbereitung): Validity of the later Tertiary beaver genera *Eucastor* Leidy and *Monosaulax* Stirton (Castoridae, Rodentia).

WERNER, J. (1994): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands – Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 200: 263 S., 8 Taf., 139+XIII Abb., 21 Tab.; Stuttgart.

ZIEGLER, R. & WERNER, J. (1994): Die Kleinsäugerfauna von Lautern 2 bei Ulm – Ein Beitrag zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 207: 69 S., 5 Taf., 10 Abb., 7 Tab.; Stuttgart.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. C. Stefen, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D 70191 Stuttgart.

Anhang

Tab. I. Statistische Werte zu den Incisiven von *Steneofiber eseri* von der Westtangente. Der kleinste Zahn, der aus beiden Gruppen herausfällt, bleibt unberücksichtigt.

Zahn	Fund.		N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.
Incisiven	WT	L	8	3	4	3,78	0,368
klein		B	8	4,3	4,9	4,56	0,329
Incisiven	WT	L	28	4,9	6,2	5,26	0,345
groß		B	27	4,9	6,9	6,01	0,493

Abkürzungen:
Fund. – Fundort; WT – Westtangente; x min. – kleinster Wert; x max. – größter Wert; Mw. – Mittelwert; Stabw. – Standardabweichung; L – Länge; B – Breite.

Tab. II. Statistische Werte zu *Steneofiber eseri* von der Westtangente und zu anderen Bibern.

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.		N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	μ = x ± …
D4 inf.	WT	L	6	4,2	5,14	4,62	0,412	± 0,432
St. eseri		B	5	3,0	4,05	3,77	0,441	± 0,547
P4 inf.	WT	L	41	4,9	8,0	6,67	0,882	± 0,278
St. eseri		B	39	4,47	6,1	5,47	0,656	± 0,215
P4 inf. basal	WT	L	21	7,0	9,0	8,22	0,547	± 0,248
St. eseri		B	23	5,5	7,0	6,29	0,452	± 0,195
M1 inf.	WT	L	18	4,35	5,5	5,11	0,311	± 0,154
St. eseri		B	17	3,5	6,5	5,01	0,853	± 0,438
M1 inf. klein	WT	L	5	5,0	5,25	5,14	0,123	± 0,152
St. eseri		B	5	3,5	4,75	4,04	0,454	± 0,563
M1 inf. groß	WT	L	18	5,0	5,5	4,96	0,418	± 0,207
St. eseri		B	14	5,0	6,5	5,54	0,422	± 0,244
M2 inf.	WT	L	15	4,14	5,2	4,86	0,429	± 0,238
St. eseri		B	14	3,3	6,2	4,78	0,798	± 0,461
M2 inf. klein	WT	L	4	4,5	5,12	4,78	0,259	± 0,412
St. eseri		B	4	3,3	4,09	3,72	0,327	± 0,519

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.		N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	μ = x ± …
M2 inf. groß	WT	L	10	4,14	5,49	4,98	0,406	± 0,290
St. eseri		B	12	4,68	6,2	5,22	0,395	± 0,251
M3 inf.	WT	L	7	4,66	5,19	4,89	0,179	± 0,166
St. eseri		B	7	3,8	4,59	4,47	0,316	± 0,292
M3 inf. klein	WT	L	2	4,66	5,0	–	–	–
St. eseri		B	2	3,8	4,26	–	–	–
M3 inf. groß	WT	L	5	4,75	5,19	4,92	0,177	± 0,219
St. eseri		B	5	4,5	4,8	4,65	0,113	± 0,140
M inf. gem.	WT	L	28	4,15	5,5	4,95	0,314	± 0,122
St. eseri		B	27	3,52	5,5	4,33	0,699	± 0,277
M inf. gem. kl.	WT	L	17	4,15	5,42	4,83	0,293	± 0,151
St. eseri		B	18	3,5	4,3	3,9	0,228	± 0,113
M inf. gem. gr.	WT	L	10	4,85	5,48	5,19	0,216	± 0,155
St. eseri		B	9	4,69	6,0	5,18	0,501	± 0,385
M inf. alle	WT	L	67	4,14	5,5	4,97	0,338	± 0,037
St. eseri		B	68	3,3	6,5	4,67	0,782	± 0,089
M 1/2 inf. kl.	WT	L	11	4,14	5,12	4,95	0,251	± 0,169
St. eseri		B	28	3,3	4,75	3,93	0,319	± 0,125
M 1/2 inf. gr.	WT	L	33	4,14	5,49	4,96	0,379	± 0,135
St. eseri		B	36	4,68	6,5	5,32	0,458	± 0,208
D4 sup.	WT	L	6	4,0	4,25	4,12	0,139	± 0,146
St. eseri		B	6	3,23	4,0	3,74	0,380	± 0,399
P4 sup.	WT	L	27	4,99	7,77	6,06	0,607	± 0,320
St. eseri		B	24	3,42	7,0	5,58	0,987	± 0,502
M1 sup.	WT	L	16	3,95	6,2	4,88	0,612	± 0,324
St. eseri		B	20	3,67	7,0	5,02	0,887	± 0,453
M2 sup.	WT	L	14	4,0	4,9	4,46	0,302	± 0,221
St. eseri		B	12	3,7	5,2	4,38	0,386	± 0,139
M1/2 sup.	WT	L	43	4,0	4,9	4,66	0,501	± 0,157
St. eseri		B	44	3,67	7,0	4,71	0,835	± 0,277
M3 sup.	WT	L	20	3,25	4,9	4,08	0,401	± 0,188
St. eseri		B	18	2,71	5,04	4,15	0,572	± 0,285
M1/2s. gem.	WT	L	12	4,0	5,73	4,67	0,422	± 0,363
St. eseri		B	12	3,32	6,2	4,48	0,948	± 0,641
M sup.	Au/G	L	6	2,88	3,2	3,01	0,107	± 0,112
St. minutus		B	7	2,95	3,6	3,06	0,205	± 0,246
M inf.	Au/G	L	6	2,99	4,0	3,22	0,391	± 0,410
St. minutus		B	6	2,92	3,2	3,23	0,346	± 0,364
P4 inf.	DD	L	31	4,0	7,5	5,68	0,917	± 0,336
Tr.m.rh.		B	31	4,2	5,2	4,37	0,381	± 0,139
P4 inf. basal	DD	L	20	5,8	8,0	6,92	0,389	± 0,182
Tr.m.rh.		B	29	4,5	6,2	4,86	0,528	± 0,167

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.		N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	μ = x ± …
P4 sup.	DD	L	14	4,9	6,1	5,34	0,425	± 0,162
Tr.m.rh.		B	14	4,5	6,7	5,34	0,608	± 0,196
M1/2 sup.	DD	L	19	2,9	3,9	3,34	0,335	± 0,193
Tr.m.rh.		B	19	3,2	4,4	3,83	0,406	± 0,234
M3 sup.	DD	L	3	5,1	5,6	5,37	–	–
Tr.m.rh.		B	3	3,8	3,9	3,87	–	–
M inf.	MA	L	30	3,5	4,8	4,19	0,310	± 0,116
St. viciacensis		B	32	3,2	4,9	4,04	0,694	± 0,251
P4 sup.	MA	L	7	4,0	5,2	4,74	0,496	± 0,364
St. viciacensis		B	7	3,0	4,8	4,014	0,722	± 0,530
M1/2 sup.	MA	L	10	3,8	4,0	3,9	0,094	± 0,067
St. viciacensis		B	10	3,5	4,9	3,7	0,641	± 0,459
M1/2/3 sup.	MA	L	12	3,1	4,0	3,81	0,274	± 0,174
St. viciacensis		B	12	3,0	4,9	3,68	0,60~	± 0,385
M3 sup.	MA	L	2	3,0	3,7	–	–	–
St. viciacensis		B	2	3,2	4,0	–	–	–
P4 sup.	Sau	L	5	4,8	5,5	5,06	0,271	± 0,823
St. viciacensis		B	5	4,0	6,8	5,28	1,013	± 0,388
M1/2 sup.	Sau	L	15	3,5	3,8	3,6	0,226	± 0,125
St. viciacensis		B	15	3,0	5,5	4,38	1,077	± 0,596
M1/2/3 sup.	Sau	L	19	3,2	3,8	4,31	0,981	± 0,473
St. viciacensis		B	19	2,4	5,5	4,31	0,981	± 0,473
M3 sup.	Sau	L	4	3,2	3,7	3,55	0,265	± 0,422
St. viciacensis		B	4	3,7	4,0	3,85	0,705	± 1,122
M inf.	Sau	L	9	3,7	4,5	4,02	0,291	± 0,224
St. viciacensis		B	9	3,1	4,0	3,81	0,310	± 0,238
P4 inf.	Fi	L	6	5,0	7,0	6	0,632	± 0,663
St. viciacensis		B	6	4,0	5,0	4,62	0,449	± 0,471
M inf.	Fi	L	18	2,0	4,0	3,36	0,473	± 0,235
St. viciacensis		B	18	3,2	4,0	4,04	0,411	± 0,204
P4 sup.	Fi	L	9	3,7	5,5	4,66	0,577	± 0,444
St. viciacensis		B	10	4,8	6,0	5,4	0,406	± 0,291
M1/2 sup.	Fi	L	20	3,0	3,5	3,32	0,177	± 0,083
St. viciacensis		B	20	3,8	5,0	4,33	0,378	± 0,177
M1/2/3 sup.	Fi	L	30	2,7	3,5	3,21	0,223	± 0,083
St. viciacensis		B	30	3,0	5,0	4,06	0,518	± 0,193
M3 sup.	Fi	L	10	2,7	3,2	2,99	0,119	± 0,085
St. viciacensis		B	10	3,0	3,7	3,52	0,274	± 0,199
P4 inf.	Art	L	8	7,0	11,0	8,85	1,480	± 1,238
St. depereti		B	8	6,0	8,9	7,15	0,932	± 0,779
M inf.	Weis	L	14	4,0	4,8	4,46	0,329	± 0,156
St. eseri		B	13	3,2	5,0	4,05	0,541	± 0,267

Zahn / Taxon	Fund./ Lit.		N	x min.	x max.	Mw.	Stabw.	μ = x ± …
M sup.	Weis	L	20	3,4	4,5	3,93	0,256	± 0,099
St. eseri		B	20	3,5	5,2	4,18	0,547	± 0,211
P4 sup.	Weis	I,	3	4,5	6,0	5,5	–	–
St. eseri		B	3	4,2	6,0	5,33	–	–
P4 inf.	Weis	L	2	6,0	6,0	–	–	–
St. eseri	B	2	4,8	4,9	–	–	–	
P4 inf.	B/H	L	10	5,5	7,8	6,28	0,692	± 0,401
St. eseri		B	10	4,5	6,0	5,37	0,583	± 0,338
P4 sup.	B/H	L	9	5,5	6,9	6,14	0,439	± 0,272
St. eseri		B	9	4,5	6,7	5,87	0,751	± 0,459
M inf.	B/H	L	10	5,0	6,0	5,33	0,365	± 0,212
St. eseri		B	8	3,9	6,8	5,1	0,947	± 0,635
St. eseri	B/H	L	13	3,9	5,9	4,79	0,483	± 0,239
M sup., alle		B	13	4,0	7,9	4,72	1,075	± 0,531

Abkürzungen:
Fund./Lit. – Fundort bzw. Literatur; WT – Westtangente; Au/G – Aumeister, Großlappen, BSP; DD – Dorn-Dürkheim, SMF; MA – Montaigu, NMB; Sau – Saulcet, NMB; Fi - Filhol 1879; Art – Artenay, Slg. Basel; Weis – Weisenau; B/H – Budenheim und/oder Heßler, SMF; gr. – groß; kl. – klein; gem. – gemischt; *Tr.m. rh.* – *Trogontherium minutum rhenanum*; Abkürzungen der statistischen Maße wie in Tab. I.

Tab. III. L/B-Werte verschiedener Einzelzähne von mitberücksichtigten Bibern. Alle Maße in mm.

Steneofiber / Palaeomys, Eggingen-Mittelhart

P4 inf.	9 x 7 / 10,7 x 6,9	Hypostriid bis zur Basis	SMNS 42989
P4 inf.	7 x 6 / 10,2 x 7,8	Hypostriid bis zur Basis	SMNS 42989
P4 inf.	9 x 6,2 / 9,9 x 6,8	SMNS 42989	
P4 inf.	6 x 6,2 / 7,2 x 8,5	SMNS 42989	
P4 inf.	7,2 x 5 / 10 x 6,8	SMNS 40106	
M inf.	3,5 x 3,5	SMNS 43289	

Steneofiber depereti, Langenau 1

P4 inf.	9 x 6,8	SMNS 41627	
I inf.	6,2 x 7	SMNS 41627	
I	6 x 6,8	SMNS 41058	
M sup.	5 x 6,7	SMNS 41573	
M sup.	6 x 8	SMNS 41574	
Mandibularzahnreihe	27	Alveolarlänge 29,8	SMNS 40686
P4 inf.	8 x 5,5		
M1 inf.	5,8 x 6,2		
M2 inf.	5,7 x 6		
M3 inf.	6,7 x 6		

Steneofiber depereti, Steinheim

M1/2 sup.	5,5 x 7	SMNS 46196 (stark abgekaut)
P4 sup.	5,9 x 6	SMNS 41397

Tab. III. (Fortsetzung).

Steneofiber minutus, Langenau 1

M3 sup.	3,6 x 3	SMNS 43131
M sup.	2,7 x 3	SMNS 43113
M sup.	2,8 x 2,8	SMNS 41059

Steneofiber minutus, Steinheim

P4 sup.	3,2 x 3,9	SMNS 42774

Steneofiber minutus, Bohliger Schlucht, Schrotzburg
FS 36/288 Geol Pal. Inst. Freiburg, jetzt Sammlung Karlsruhe

D4 sup.	5,8 x 5
P4 sup.	3,8 x 4
P4 sup.	3,5 x 5
P4 sup.	3 x 4
M3 sup.	3,2 x 4

Steneofiber eseri, Schienerberg

Msup.	5,2 x 5	SMNS 42142
P4 inf.	4 x 3,2 / 5,1 x 3,8 mm	SMNS 42943

St. viciacensis, Montaigu le Blin

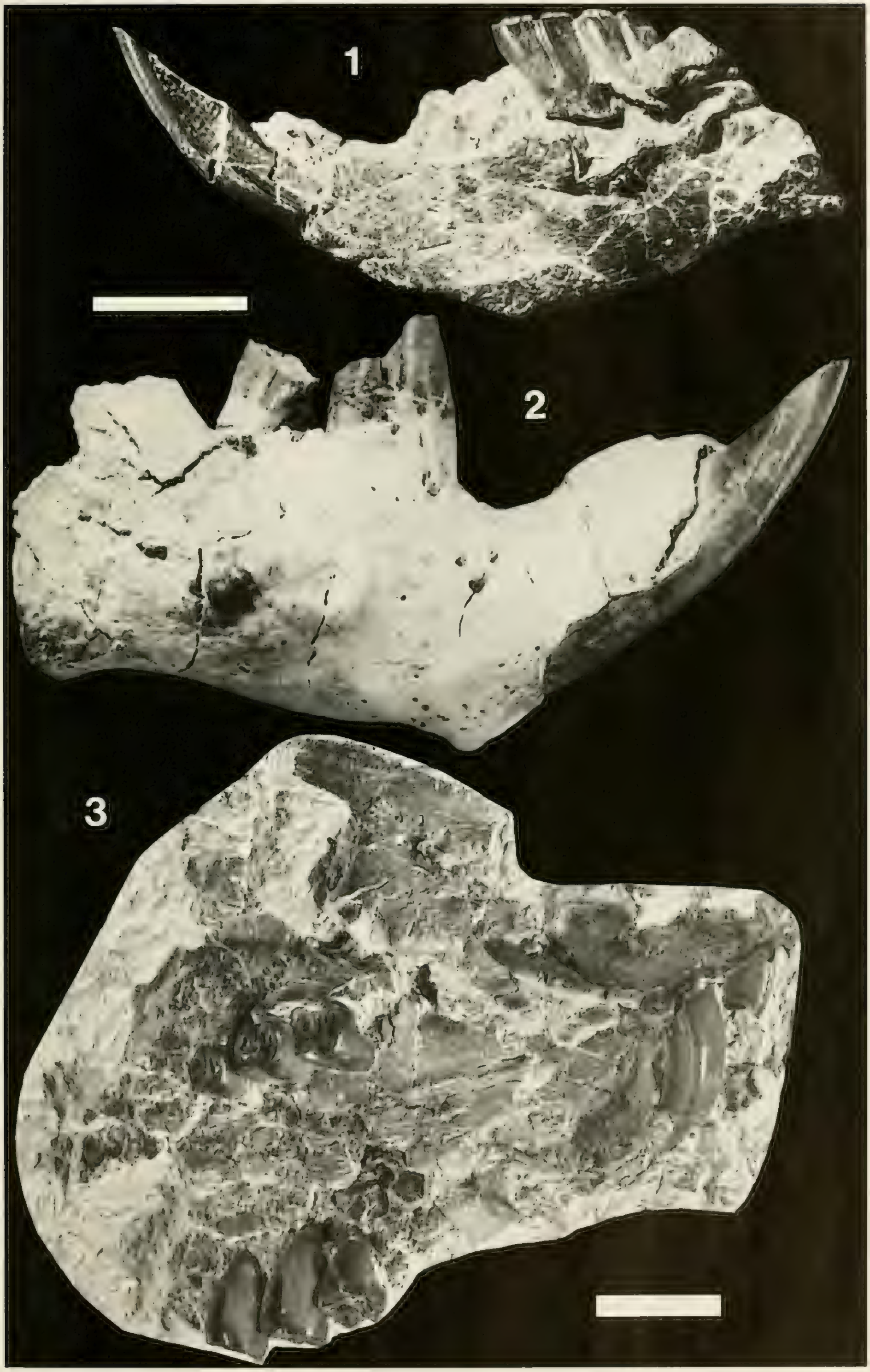
M inf.	4 x 4,5	BSP 1993 IX 283
M inf.	4 x 4	BSP 1993 IX 285
I	2,6 x 3	BSP 1993 IX 282

Tafel 1

Fig. 1. Unterkiefer von *Steneofiber eseri* von der Westtangente. Deutlich ist der Kinnfortsatz zu erkennen. Balken = 1 cm; SMNS 46253.

Fig. 2. Unterkiefer eines Jungtiers von *Steneofiber eseri* mit M1, M2 inf. Balken = 1 cm; SMNS 46257.

Fig. 3. Juveniler Schädel von *Steneofiber eseri* mit D4-M2 dext. und M1-M3 sin. Balken = 1 cm; SMNS 46245.


1
2
3

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 256	22 pp., 12 figs.	Stuttgart, 15. 12. 1997

The dentition of *Hybodus hauffianus* Fraas, 1895 (Toarcian, Early Jurassic)

By Christopher J. Duffin, Sutton

SMITHSONIAN
JUN 03 1998
LIBRARIES

With 12 Figures

Abstract

The dentition of *Hybodus hauffianus* Fraas, 1895 from the Posidonienschiefer (Toarcian, Early Jurassic) of Baden-Württemberg (southern Germany) is described in detail for the first time. Heterodonty is characterised and differential diagnosis confirms validity at the species level.

Zusammenfassung

Die Bezahnung von *Hybodus hauffianus* Fraas, 1895 aus dem Posidonienschiefer von Baden-Württemberg (Süddeutschland) wird zum ersten Mal detailliert beschrieben. Es besteht eine monognathe Heterodontie. Die Gültigkeit der Art wird anhand einer Differentialdiagnose bestätigt.

1. Introduction

Selachian microvertebrate remains have considerable potential in biostratigraphy; phosphatic teeth and scales have a high preservation potential. Since there is continuous replacement of the dentition and each selachian is covered by a dense shagreen of dermal denticles, one individual shark can give rise to large numbers of microvertebrate fossils. Furthermore, selachian teeth and scales are robust clasts which can be relatively easily identified from abraded fragments. They can be readily extracted without damage from a wide range of sediments – by acid treatment of limestones and clastic rocks with calcareous cements, disaggregation of organic-rich shales and mudrocks by treatment with kerosene and boiling water, breakdown of clays by treatment with hydrogen peroxide, and the washing and sieving of relatively unconsolidated sediments. They lend themselves to bulk sampling.

One of the problems encountered in identifying isolated microvertebrate remains is that of form genera or organ genera. Different teeth within the same dentition may be allocated to separate species unless heterodonty is adequately appreciated and dif-

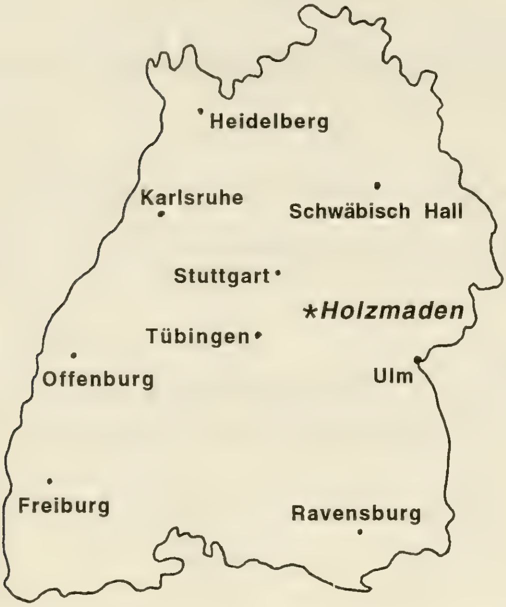


Fig. 1. Map of Baden-Württemberg to show the geographical location of Holzmaden.

ferent skeletal elements from the same taxon may be allocated to different genera. The presence of articulated or associated material in Fossil Konservat-Lagerstätten are important in avoiding such problems and constructing appropriate synonymies. The bulk of such material was, in the cases of many localities, collected during the nineteenth or early twentieth centuries. Available specimens are often cursorily described or poorly figured, often in older, relatively inaccessible literature, or disseminated through the collections of a wide range of Institutions.

A considerable body of bulk sampled material from European Mesozoic rocks is beginning to be accumulated through the activities of a number of amateur and professional active researchers in France (e.g. BIDDLE, 1993; CUNY, 1993; CAPPETTA, 1990), Belgium (HERMAN, 1977; DELSATE & GODEFROIT, 1994), Luxembourg (DELSATE, 1994), Germany (THIES, 1983; MÜLLER, 1989), Holland (HALTER, 1995), Sweden (SIVERSON, 1993), Poland (LISZKOWSKI, 1993) and Britain (THIES, 1983).

A number of taxa from Fossil Lagerstätten such as Lyme Regis (Hettangian to Sinemurian), Holzmaden (Toarcian) and Solnhofen (Kimmeridgian) have been recently redescribed or revised. These include the Early Jurassic synechodontiforms ("*Palaeospinax*", *Synechodus*, *Paraorthacodus* and *Sphenodus* – DUFFIN, 1993b; DUFFIN & WARD, 1993) and hybodontiforms (DUFFIN, 1993a; MAISEY, 1987), plus Late Jurassic hybodonts (MAISEY, 1986a) and various neoselachian genera (MAISEY, 1977, 1985, 1986a; DUFFIN, 1988). This has helped to produce more confident identification of isolated selachian remains (e. g. DELSATE & DUFFIN, 1993).

The anatomy of *Hybodus hauffianus* FRAAS, 1896 from the German Posidonienschiefer (Toarcian, Early Jurassic) is apparently under review (MAISEY, 1987: 23) as part of a larger study of hybodont sharks (MAISEY, 1978, 1982, 1983, 1986, 1987). For that reason, the present paper is limited to a consideration of the dentitions of the hybodont sharks of Holzmaden (Fig. 1), which have been largely ignored since the original description of FRAAS (1896). Available material of *Hybodus hauffianus* does include, however, some beautifully preserved articulated specimens (Figs. 11, 12a, b).

2. Systematic Palaeontology

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Subclass Elasmobranchii BONAPARTE, 1838
Cohort Euselachii HAY, 1902
Superfamily Hybodontoidea OWEN, 1846
Family Hybodontidae OWEN, 1846

Genus *Hybodus* AGASSIZ, 1837

Type species: *Hybodus reticulatus* AGASSIZ, 1837 from the Sinemurian ("Lower Lias") of Lyme Regis, Dorset, England.

Hybodus hauffianus FRAAS, 1895
Figures 2–9, 11–12

1858 *Hybodus reticulatus.* – QUENSTEDT, 222, pl. 27, fig. 1.
* 1895 *Hybodus Hauffianus* E. FRAAS. – FRAAS, 24–26, 1 fig.
1896 *Hybodus Hauffianus* E. FRAAS. – FRAAS, 1–25, pl. 1, figs. 1, 2; pl. 2, figs. 1–2, 4–9.
1900 *Hybodus Hauffianus* E. FRAAS. – BROWN, 159, text-figs. 3A, 4, 5B, 6D, 7; pl. 16, figs. 1–6.
1906 *Polyacrodus (Hybodus) Hauffianus.* – JAEKEL, 158–159, fig. 2.
1907 *Hybodus Hauffianus.* – KOKEN, 262, figs 1, 2, pls. 1–3.
1916 *Hybodus hauffianus.* – WOODWARD, fig. 1.
1977 *Hybodus hauffianus.* – RIETSCHEL, 129, fig. 7.
1982 *Hybodus hauffianus.* – MAISEY, 10, fig. 56.
1986 *Hybodus hauffianus.* – PROBST, 151, fig. 1, 55.
1987 *Hybodus* cf. *reticulatus.* – MAISEY, 23, figs. 15, 16A, 17.
1990 *Hybodus hauffianus.* – POLLARD, 364, fig. 2.
1992 *Hybodus hauffianus.* – DOYLE & MACDONALD, 69, 77, fig. 2.

Lectotype: Orig. FRAAS, 1896, pl. 1, fig. 2, SMNS 8503. design. herein. Here refigured Fig. 2.
Type locality: Holzmaden, Baden-Württemberg, Southern Germany.
Type horizon: Schwarzjura εII4 (1.5 m above the "Fleins").
Age: *elegans* Subzone, Toarcian, Early Jurassic.
Range: upper part of the *semicelatum* Zone to the lower part of the *fibulatum* Zone (εII2 to εII12) (RIEGRAF, WERNER & LÖRCHER, 1984: 34) .
Collector: BERNHARD HAUFF, 1894.

Remarks on type material. – In his original description, FRAAS (1895) mentioned two specimens, SMNS 8503 and SMNS 8663, figuring the latter (FRAAS, 1895: 24). On describing the material in more detail later (FRAAS, 1896: 4), he referred to SMNS 8663 as "Das Hauptstück bildet die Platte No. 1" – the 'main' specimen. It (a skull and dorsal fin spine) is still available but partially destroyed; no teeth are present on the surviving part of the slab. When describing the dentition, FRAAS (1896: 14) wrote "Das schönste Zahnmaterial liefert die Platte No. 2". This is SMNS 8503. MAISEY (1982: 28) states that SMNS 8503 is the holotype. However, FRASS did not formally identify a holotype; his description was initially compiled from the two

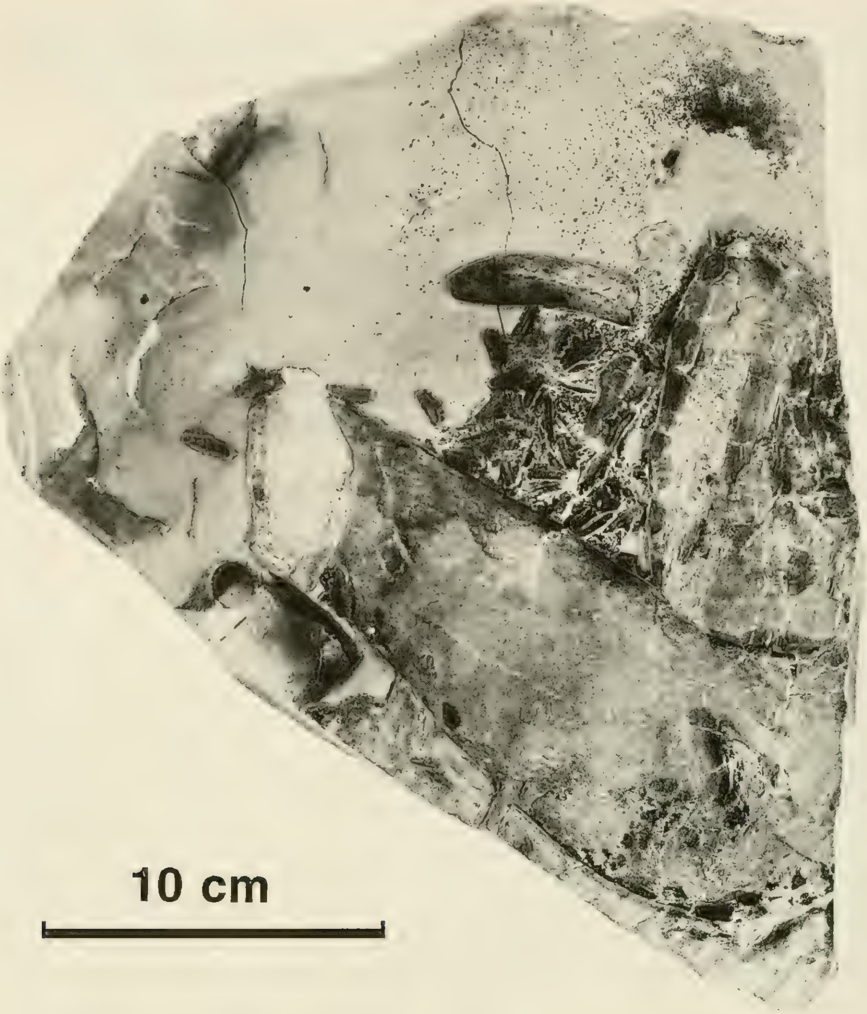


Fig. 2. SMNS 8503, the lectotype of *Hybodus hauffianus* FRAAS (1895) from the Schwarzjura εII4 of Holzmaden, Baden Württemberg, southern Germany. Whole specimen.

specimens (FRAAS, 1895) cited above, and later extended in a similar manner for a further two specimens (FRAAS, 1896). Therefore SMNS 8663 and SMNS 8503 are syntypes. Following Article 74 of the ICZN, normal taxonomic practice demands designation of one of the syntypes as a lectotype. SMNS 8503 is here designated the lectotype of *Hybodus hauffianus* on the basis that, of the surviving parts of the original specimens, it is the most informative on which to define the species.

The specimen (Figs. 2–4) originally preserved parts of the dentition, Meckelian Cartilages, first dorsal fin spine and associated cartilages. Fragmentation of the Stuttgart Collections during the Second World War meant that some of the specimens were lost or damaged and SMNS 8503 was a casualty. The matrix is now baked to a reddish colour from the original grey/black of the Posidonia Shale due exposure to fire and only parts of the dentition, left Meckelian Cartilage, palatoquadrate and a few associated fragmentary cartilages remain (compare Fig. 2 with FRAAS, 1896, pl. 1, fig. 2). The original figure of FRAAS (1896) shows a crack across the specimen and it is largely the block to the left of the fracture in that illustration which is now available.

Other specimens used in the present study:

- (i) SMNS 52458 – an articulated cranial fragment preserving the dentition, lower jaw, cephalic spines, palatoquadrate. Provenance – εII3 ("Fleins") of G. FISCHER Quarry, Holzmaden, collected in 1970 (Figs. 5–8).
- (ii) SMNS 10062 – a complete skeleton with belemnites in the gastric mass (Fig. 12a), collected from εII8 or 9 (2 m above the "Fleins") at Holzmaden in 1899 (cf. SCHMIDT, 1921; ABEL , 1927, 1935; HAUFF, 1933; DACQUÉ, 1930; WEIGELT, 1927; WEILER, 1934; WAGNER, 1950; POLLARD, 1968, 1990; RIETSCHEL, 1977; MUNDLOS, 1979; DUFFIN, 1983; JÄGER, 1985; ZIEGLER, 1986, 1988; PROBST, 1989; VAN DIGGELEN, 1986; BÖTTCHER, 1989; FRENTZEN, 1936; DOYLE & MACDONALD, 1993; URLICHS, WILD & ZIEGLER, 1994).
- (iii) SMNS 15150 – a complete skeleton with the dentition from εII2 of Ohmden (HAUFF, 1959; ZIEGLER, 1985, 1988; FRICKHINGER, 1991), collected by HAUFF in 1925 (Fig. 12b).
- (iv) SMNS 80594 – (in three parts) a small cranial fragment with at least 12 associated teeth, a partial skull with 1 tooth exposed in labial view and two other dental fragments, broken fragments of a dorsal fin spine, all from Gomaringen, W. LUDWIG collection, 1992.
- (v) SMNS 54048 – a disarticulated anterior part of a skeleton with well preserved teeth from εII10 of HAUSER Quarry, Ohmden, collected in 1968 (Fig. 9c).
- (vi) SMNS 51949 – a virtually complete specimen from the εII4 of G. FISCHER Quarry in Holzmaden, described by MAISEY (1987: 23, figs. 15, 16A, 17) as *Hybodus* cf. *reticulatus*. Collected in 1980.
- (vii) SMNS 52460 – a virtually complete skeleton with dentition (Fig. 10) from the εII6 ("Schieferklotz"), of P. KIRSCHMANN Quarry, Ohmden, collected in 1983.
- (viii) SMNS 51136 – a partial anterior skeleton with a single tooth exposed in labial view from the εII10 ("Falchen") of G. FISCHER Quarry, Holzmaden, collected in 1971.
- (ix) SMNS 50980 – an isolated tooth in lingual view from J. FISCHER Quarry, εII4, Ohmden.
- (x) SMNS 55628 – an isolated tooth in labial view from the εII12 ("Schlacken") of G. FISCHER Quarry, Holzmaden, collected in 1987.
- (xi) GPIT uncatalogued – a partial skull and articulated dentition which has been acid prepared from both sides, located in the Fisch Saal drawers.
- (xii) BMNH P.5880 – a disarticulated anterior part of a skeleton from Boll, figured as *Hybodus* cf. *reticulatus* by MAISEY (1987, figs. 14, 16B, C). Stratigraphical details are not available.

Referred material:

- (i) SMNS 10062a-d – isolated parts of a skull from the εII8 or 9 of Holzmaden, including postorbital processes and the base of a cephalic spine (BROWN, 1900).
- (ii) SMNS 8663 – a partial skeleton from the εII3 ("Fleins"), collected by B. HAUFF in 1893. This is specimen number 1 (the "main specimen") of FRAAS (1896: 4, pl. 1, fig. 1).
- (iii) SMNS 80595 – dorsal fin spine and scapulocoracoids plus associated skin and other cartilages from Holzmaden (FRAAS, 1896 : 7).
- (iv) SMNS 51135 – the partial skeleton of a juvenile from the εII3 of G. FISCHER Quarry, Holzmaden, collected in 1974.
- (v) SMNS 7276 – an isolated dorsal fin spine from Ohmden, collected in 1887.
- (vi) SMNS 52342 – an isolated dorsal fin spine from the εII3 ("Fleins") of J. FISCHER Quarry, Ohmden, collected in 1983. Note that this spine is much more slender with fewer longitudinal ridges than is the case in the other hybodont dorsal fin spines examined from the Posidonienschiefer.
- (vii) SMNS 52459 – an isolated dorsal fin spine, collected from the εII12 ("Schlacken") of G. FISCHER Quarry, Holzmaden before 1969.
- (viii) SMNS 4550 – an isolated dorsal fin spine from εII4 ("Unterer Schiefer") of Ohmden, MANDELSLOHE collection, 1864 (FRAAS, 1910: 189, pl. 57, fig. 17).

- (ix) SMNS 58749 – an unprepared, virtually complete skeleton from εII4 of Holzmaden (G. Fischer Quarry, 1988).
- (x) SMNS 58748 – a fragment of a hyomandibula from εII11 (G. Fischer Quarry, Holzmaden, collected in 1988).
- (xi) SMNS 52222 – a partial skeleton with both dorsal fin spines from the εII12 ("Schlacken") of A. Fischer Quarry, Aichelberg, collected in 1982.
- (xii) SMNS 50804 – a partial skeleton with both dorsal fin spines from εII3 ("Fleins") of J. Fischer Quarry, Zell, collected in 1976.
- (xiii) GPIT uncatalogued – a complete wall mounted specimen in left lateral view, but lacking the dentition. The specimen was described and figured by Koken (1907).
- (xiv) GPIT uncatalogued – a skull in dorsal view (Koken, 1907, fig. 2).

Description of SMNS 8503

At least 35 teeth are preserved on the surviving part of this specimen (Fig. 2). It has been fairly coarsely prepared by mechanical means. This, fire damage and breakage means that, although the teeth are clearly visible, many lack details or are damaged (Fig. 3). The teeth lie mostly in the space between the left Meckelian cartilage and the palatoquadrate fragment (although a few overlie and are scattered over the margins of both cartilages) and are preserved in a variety of views, sufficient to allow characterisation of the species. The teeth are disassociated and difficult to assign with confidence to any particular jaw. The best individual teeth are illustrated in Figure 4.

The teeth in this specimen measure from 11 mm to 15 mm mesiodistally and up to 9 mm high. A moderately high, upright or slightly distally inclined central cusp is flanked by up to 4 pairs of lateral cusplets. The central cusp is sharply pointed with well developed cutting edges and a height to base length ratio of between 1.28 and 1.6. The lateral cusplets decrease in height mesially and distally with the highest pair being just less than 50 % of the height of the central cusp. The first lateral cusplet axis diverges from that of the central cusp mesially and distally (Fig. 4a).

The crown is strongly ornamented both labially and lingually. The central cusp has a series of vertical ridges extending basally from near the cusp apex, terminating around 75 % of the way down the cusp. They do not extend to the crown/root junction. Since virtually all cusp apices are either broken or obscured it is impossible to determine whether the vertical ridges attain them. The ridges on the central cusp do not anastomose or bifurcate. They may extend for their whole length without a break, or may be represented as short, isolated strips (Fig. 4b). There is a maximum density of 2 vertical ridges per millimetre.

In some teeth the lingual vertical ridges coalesce basally to form a moderate, impersistent longitudinal ridge at the crown shoulder. This may give rise to further, very short, impersistent ridges apically and basally. The lateral cusplets also possess non-bifurcating, slightly stronger vertical ridges which attain the cusplet apices (Fig. 4a). These, too, may coalesce at their bases giving rise to a longitudinal ridge which may break up into a reticulate, anastomosing pattern (Fig. 4c).

No one tooth is sufficiently well preserved in labial view to warrant illustration. Coarse vertical ridges descend the central cusp from the apex without branching. These vertical ridges are entire; it is most unusual for short lengths of vertical ridge to be present on the central cusp. They are not confluent at their bases, but remain separate. No longitudinal ridge is developed labially. A prominent labial node is de-

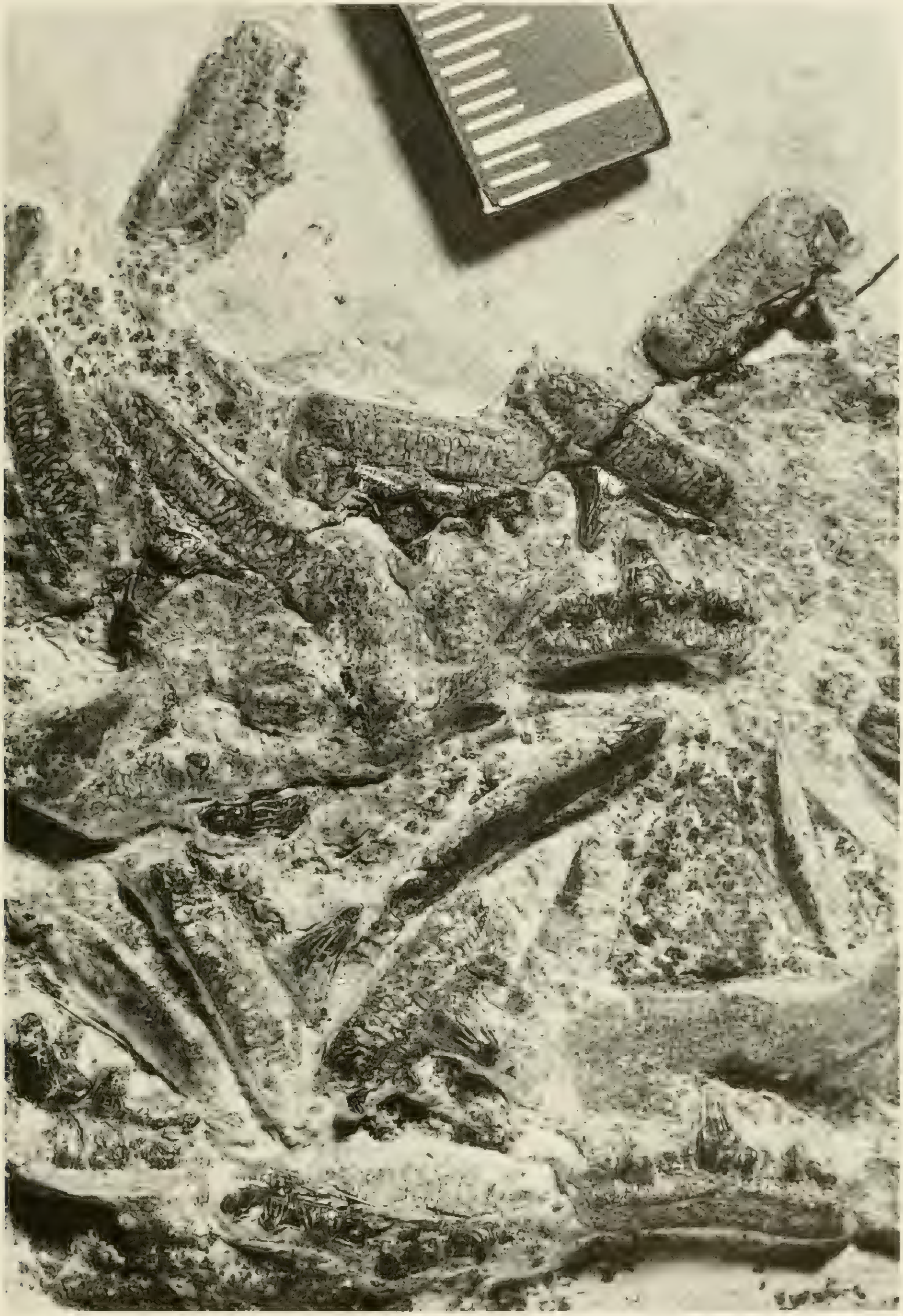


Fig. 3. SMNS 8503, the lectotype of *Hybodus hauffianus* FRAAS (1895) from the Schwarzjura εII4 of Holzmaden, Baden Württemberg, southern Germany. Detail of the dentition.

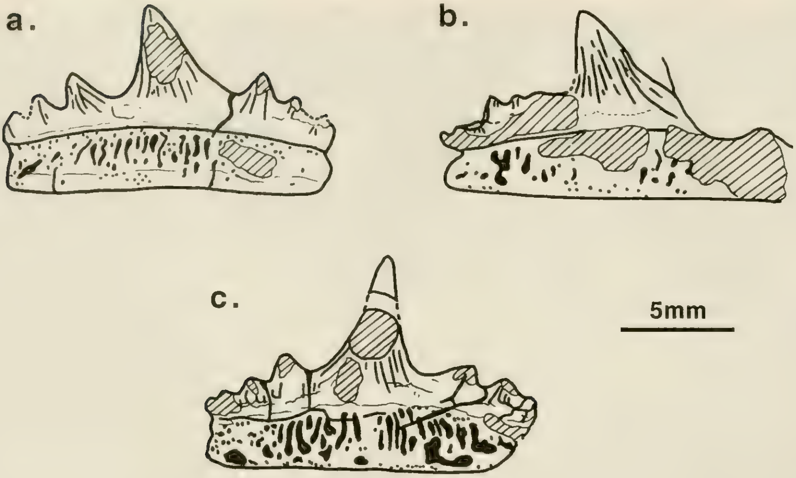


Fig. 4. Camera lucida drawing of the best preserved teeth of *Hybodus hauffianus* on the lectotype (SMNS 8503; Schwarzjura εII4 of Holzmaden, Baden Württemberg, southern Germany).
a: Tooth from the tip of the Left Meckelian cartilage in lingual view; b: Tooth chosen from the cluster lying between the Meckelian cartilages, in lingual view; c: Tooth from close to the crest of the left Meckelian cartilage in lingual view.

veloped on the coarsest central vertical ridge and is crested by it. The lateral cusplets are ornamented in similar fashion and may develop labial nodes.

The root is displaced lingually from the crown undersurface. The basal face is flat and rectangular, perforated by many small foraminae. The lingual face of the root is convex labiolingually. Smaller foraminae enter the root more or less horizontally close to the crown/root junction and toward the baso-labial root border, while those in the central part of the root are much larger and elongate apico-basally. The vascularisation is somewhat similar to that illustrated for *Hybodus reticulatus* (Sinemurian, Early Jurassic of Britain) by Maisey (1987, fig. 18).

The labial face of the root is poorly presented in teeth from this specimen. Apart from the fact that its topography is fairly generalised for hybodont sharks teeth with a thin horizontal shelf beneath the crown/root junction giving way to a concave surface angled basally, there is little detail available.

Description of SMNS 52458

This specimen, discovered much more recently than SMNS 5803, has the advantage of having been prepared by an air abrasive. Its dentition is the best preserved of all of the remaining specimens which I have studied, and some of the individual teeth are illustrated in Figs. 5a-e, 7a-b and 9a. The teeth of all other specimens listed above conform to those of this specimen (see also Figs. 9b, c).

In SMNS 52458 the jaws and teeth are minimally disarticulated. The right Meckelian Cartilage (exposed in outer lateral view) lies above the left (exposed in inner lateral view) overlapping part of the articular condyle (Fig. 6). The right palato-

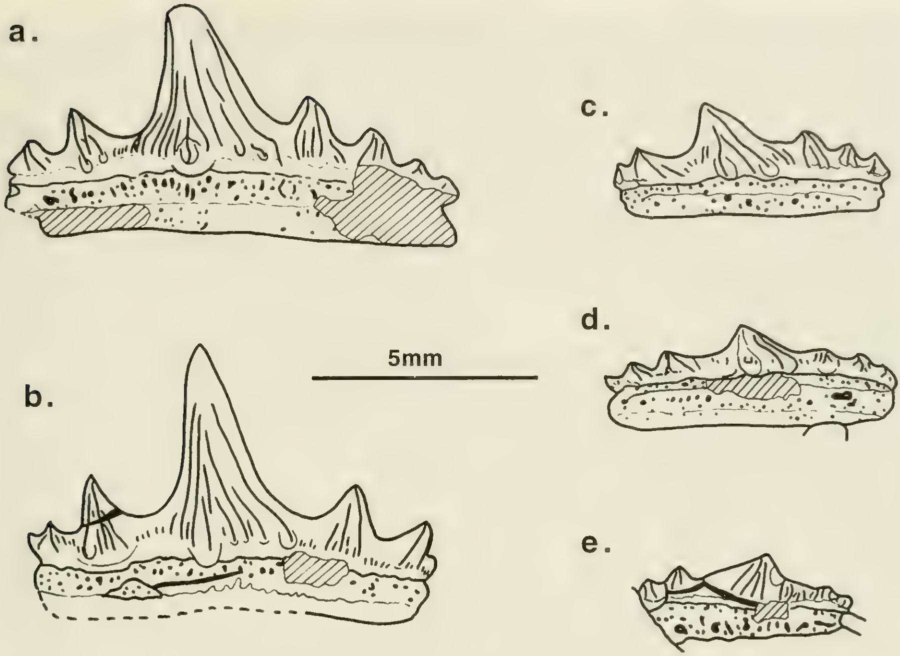


Fig. 5. Camera lucida drawing of the best preserved teeth of *Hybodus hauffianus* FRAAS (1895) from SMNS 52458 (Schwarzjura εII3 of Holzmaden).
a: anterior tooth in labial view from the right lower dentition, approximately Row II, counting from the symphysis; b: lateral tooth in labial view from about Row VI of the right lower dentition (mid way along the Meckelian Cartilage); c: posterolateral tooth in labial view from about Row VIII of the right lower dentition; d: posterolateral tooth in labial view from about Row X of the right ?lower dentition; e: extreme posterolateral tooth in lingual view from about Row XII of the right ?lower dentition.

quadrate and hyomandibula are very close to life position and part of the ventral margin of the left palatoquadrate is near the corner of the block. The dental laminae have become detached from the jaws but the orientation of the teeth within the sediment permits confident assignation to upper and lower dentitions in most cases, and sometimes to right or left sides. Most of the teeth are exposed in labial view.

The dentition would have comprised approximately twelve tooth rows in each upper and lower jaw. The individual represented by SMNS 52458 was smaller and therefore younger than SMNS 8503. The Meckelian cartilage length in SMNS 52458 is around 60 % of that in SMNS 8503. Tooth length ranges from 10.5 mm close to the symphysis to 5 mm in posterolaterals. The teeth in this specimen agree well with those of SMNS 8503 and the better exposure allows supplementary observations to be made.

Vertical ridges on the labial face of the central cusp rarely bifurcate. Occasional ridges may extend to the central cusp apex in posterolateral teeth, but tend to be restricted to the basal 85 % of the cusp in anterior teeth. Fine, short vertical ridges may intervene between the longer, coarser ridges at the crown shoulder (Fig. 5b).

The teeth are generally slightly asymmetrical (Fig. 5). The most symmetrical teeth seen occupy row ?6 in the lower dentition (Fig. 5b). Upper teeth seem to be very

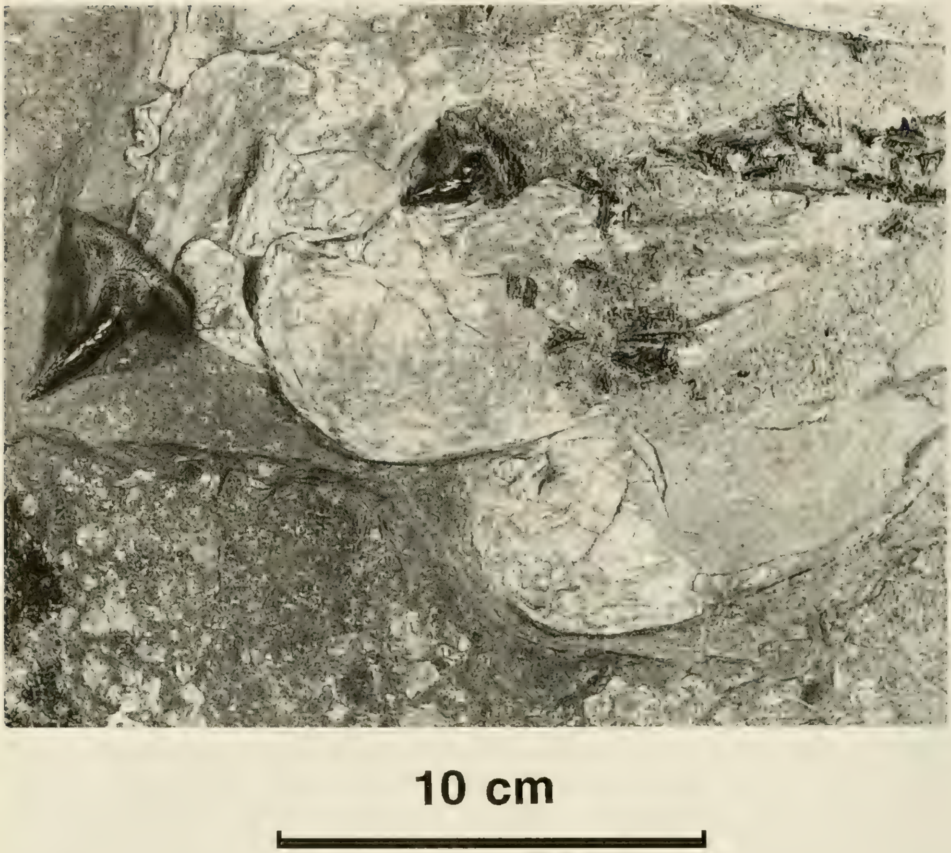


Fig. 6. Part of SMNS 52458 (*Hybodus hauffianus* Fraas, 1895; Schwarzjura εII3 of Holzmaden) showing the proximal parts of the Meckelian Cartilages, cephalic spines and posterior parts of the dentition.

slightly larger than corresponding lower teeth, and to have rather more distally inclined central cusps.

Changes taking place distally through the dentition include the following:

- (i) Decrease in mesiodistal tooth length to around 50 % of the length of anterior teeth in posterolaterals.
- (ii) Decrease in central cusp height by about 60 % in posterolaterals.
- (iii) Increase in relative depth of the root from 25 % of the tooth height to 50 % of the tooth height.
- (iv) Anterior teeth have distally inclined central cusps becoming more upright in laterals, then progressively more distally inclined in posterolaterals.
- (v) Lateral cusplets change from 2 distal and 4 mesial cusplets in anterior teeth (Fig. 5a), through 3 mesially and distally in laterals (around row 6; Fig. 5b) to 3 mesial and 2 or 3 distal cusplets in posterolateral teeth (Fig. 5d).
- (vi) Decrease in extent of the fine vertical ridges intervening between the longer, coarse vertical ridges on labial and lingual faces of the crown.

- (vii) Increase in length of vertical ridges on the crown from around 75 % of the cusp height in anterior and lateral teeth to 100 % in posterolaterals.

SMNS 52458 also preserves the 2 cephalic spines from the right side (Figs. 6, 8). The larger of the two (Figure 7b) is derived from the otic region and the smaller, more anterior cephalic spine (Figure 8a) is from the supratemporal region. Note that no accessory lateral or accessory medial cusps are developed at the base of the spine. There is a strong posterior barb. The anterior face of the spine is ornamented by sparse vertical ridges and a relatively short mesial crest. The tripartite base is quite strongly asymmetrical.

3. Discussion

The more detailed description of the dentition of *Hybodus hauffianus* given above now permits comparison with the teeth of other Mesozoic hybodont sharks. I disagree with Maisey (1987: 23) who commented that two specimens (SMNS 51949 and BMNH P5880) have "tooth morphology (which) resembles that of *H. reticulatus* rather more than *H. hauffianus* from the same locality". In my opinion, the dentitions of these two specimens fall within the range of morphology defined above for *H. hauffianus*, which clearly differs from the dental architecture of *H. reticulatus* (Fig. 10).

All of the specimens of *H. hauffianus* exposing dentitions available to me (Figs. 4, 5, 7, 9; Maisey, 1987, fig. 16) and listed above differ in dental morphology to *H. reticulatus* (see Maisey 1987, figs. 1, 10, 18; Duffin, 1993a, fig. 1d) in the following ways:

- (i) Labial nodes developed as swellings at the base of strong vertical ridges on the central cusp and lateral cusplets of *H. hauffianus* (e.g. Fig. 9c) are absent in *H. reticulatus* (Fig. 10).
- (ii) Coalescence of vertical ridge bases to form an impersistent longitudinal ridge on the lingual crown shoulder in *H. hauffianus* is absent in *H. reticulatus*.
- (iii) The lingual shelf developed in larger teeth of *H. reticulatus* (Duffin, 1993a: 49) is absent in *H. hauffianus*.
- (iv) Vertical ridges in *H. reticulatus* are usually entire, rather than being occasionally broken into shorter lengths as in *H. hauffianus*.
- (v) Considering the dentition as a whole, more teeth are symmetrical in *H. reticulatus* than is the case with *H. hauffianus*.

If the cephalic spines are also considered:

- (vi) Cephalic spines of *H. reticulatus* possess lateral and mesial accessory cusps (Maisey, 1987, figs. 12, 13) whereas *H. hauffianus* does not (Figure 8).
- (vii) Spine bases of *H. reticulatus* are more densely ornamented than those of *H. hauffianus* (compare Figure 8 with Maisey, 1987, figs. 12, 13).
- (ix) The dorsal crest is less well developed in *H. hauffianus* than in *H. reticulatus*.

The teeth of *H. hauffianus* possess labial nodes, which distinguish them from those of the following species in which labial nodes are absent:

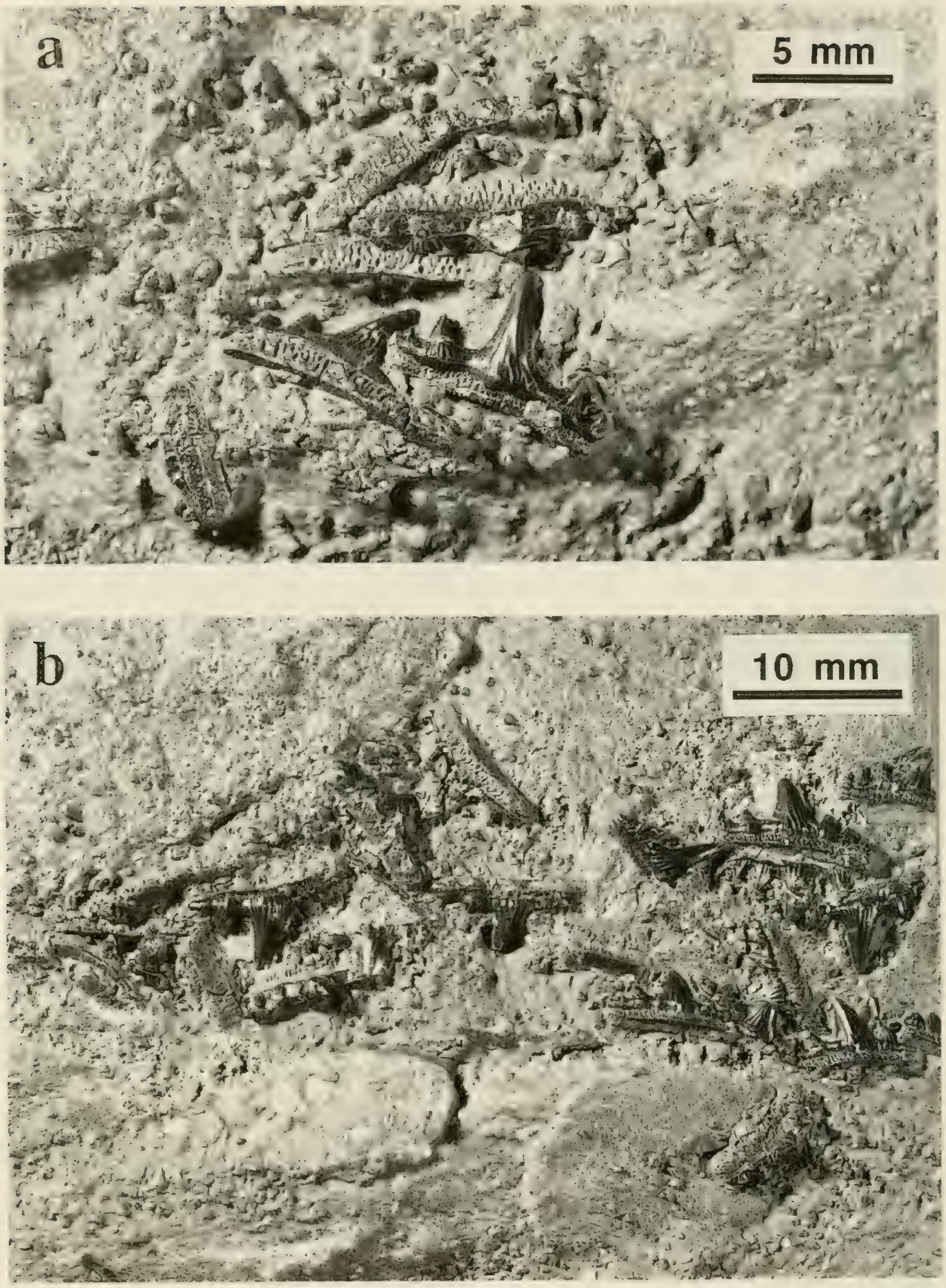


Fig. 7. SMNS 52458 (*Hybodus hauffianus* FRAAS, 1895; Schwarzjura εII3 of Holzmaden). a: parts of the right lower dentition from the proximal part of the right Meckelian cartilage; b: parts of the right ?upper dentition overlying the Meckelian cartilages at the point of their crossing over on the specimen.

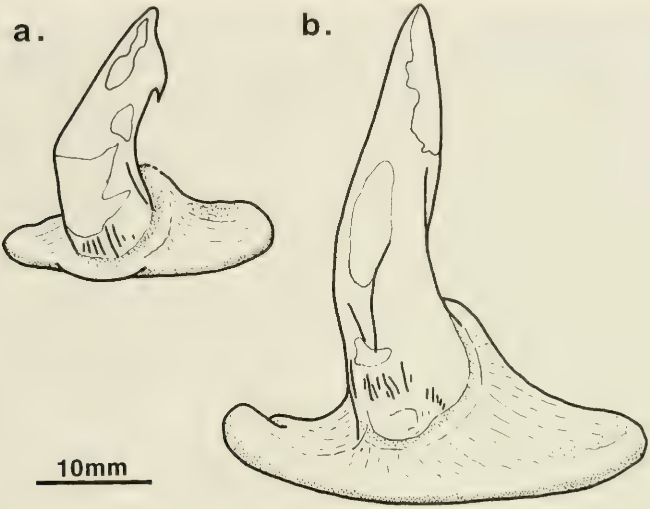


Fig. 8. Camera lucida drawings of cephalic spines from SMNS 52458 (*Hybodus hauffianus* Fraas, 1895; Schwarzjura εII3 of Holzmaden).
a: spine from the supratemporal region in oblique anterior view; b: spine from the otic region in oblique anterior view.

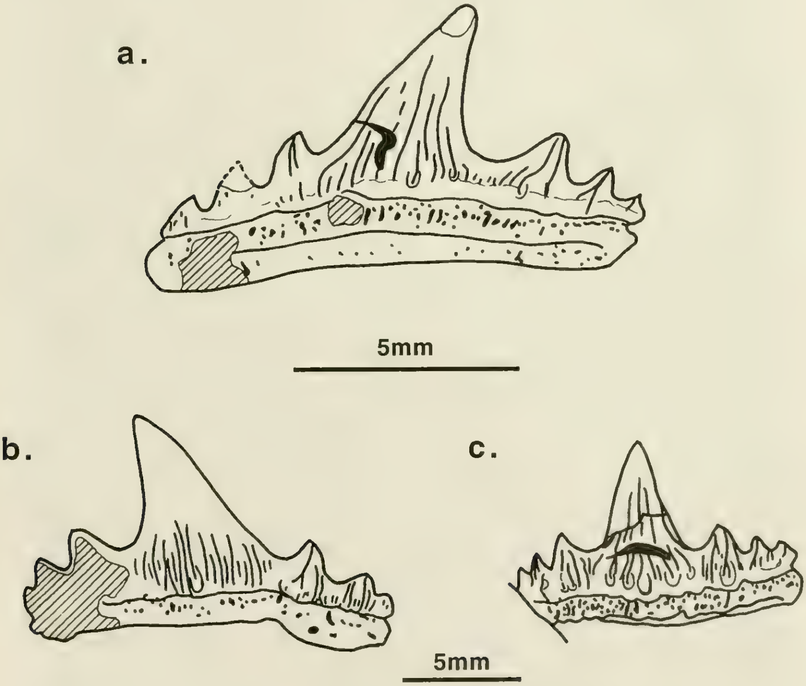


Fig. 9. Camera lucida drawings of teeth from *Hybodus hauffianus* Fraas, 1895.
a: upper lateral tooth from about Row IX of SMNS 52458 (Schwarzjura εII3 of Holzmaden) in labial view; b: tooth in labial view from SMNS 80594 (Schwarzjura ε of Gomaringen); c: tooth in labial view from SMNS 54048.

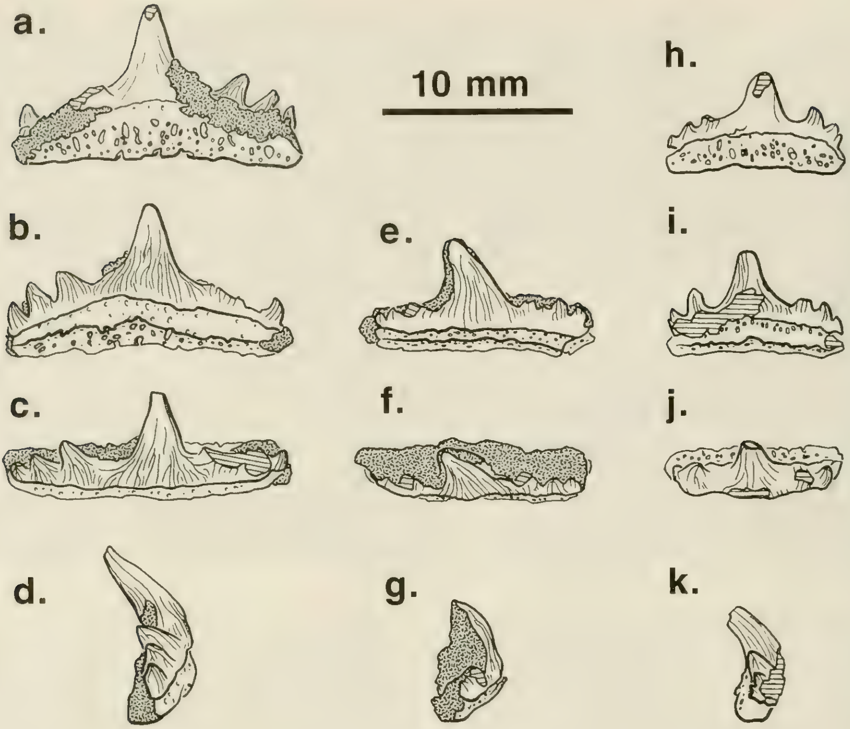


Fig. 10. Teeth of *Hybodus reticulatus* Agassiz, 1837 (Sinemurian, Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset, England).
a-d: MCZ780; e-g: MCZ816; h-k: BM(NH) P2203D. a, h – lingual view; b, e, i – labial view; c, f, j – occlusal view; d, g, k, – lateral view. Diagrams after Maisey (1987).

- *Hybodus youngi* Liu, 1962 from the Triassic of China.
- *Hybodus plicatilis* Agassiz, 1837 from the Middle Triassic (Muschelkalk) of north west Europe.
- *Hybodus multiplicatus* Jaekel, 1889 from the Muschelkalk of Germany.
- *Hybodus angustus* Agassiz, 1837 from the European Muschelkalk.
- *Hybodus cuspidatus* Agassiz, 1837 from the late Triassic of Germany.
- *Hybodus longiconus* Agassiz, 1837 from the European Muschelkalk.
- *Hybodus multiconus* Jaekel, 1889 from the European Muschelkalk.
- *Hybodus mougeoti* Agassiz, 1843 from the European Muschelkalk.
- *Hybodus keuperianus* Winkler, 1880 from the Norian of Germany.
- *Hybodus nonstriatus* Winkler, 1880 from the Norian of Germany.
- *Hybodus minor* Agassiz, 1837 from the Late Triassic of Europe (see Duffin, 1993a for discussion of range).
- *Hybodus lawsoni* Duff, 1842 from the Late Triassic of Scotland.
- *Hybodus* sp. from the Bathonian (Middle Jurassic) of the western USA (Schaeffer & Patterson, 1984)
- *Hybodus grossiconus* Agassiz, 1843 from the Bathonian and Oxfordian of Europe (Woodward, 1889; Priem, 1911).
- *Hybodus antingensis* Liu, 1962 from the Middle Jurassic of China.
- *Hybodus songaensis* Saint-Seine & Casier, 1962 from the ?Late Jurassic/ Early Cretaceous of the Congo.
- *Egertonodus basanus* (Egerton, 1845) from the Weald Clay (Valanginian to Aptian, Early Cretaceous of Britain (Maisey, 1983), France (Biddle & Landemaine, 1988) and Morocco (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993).

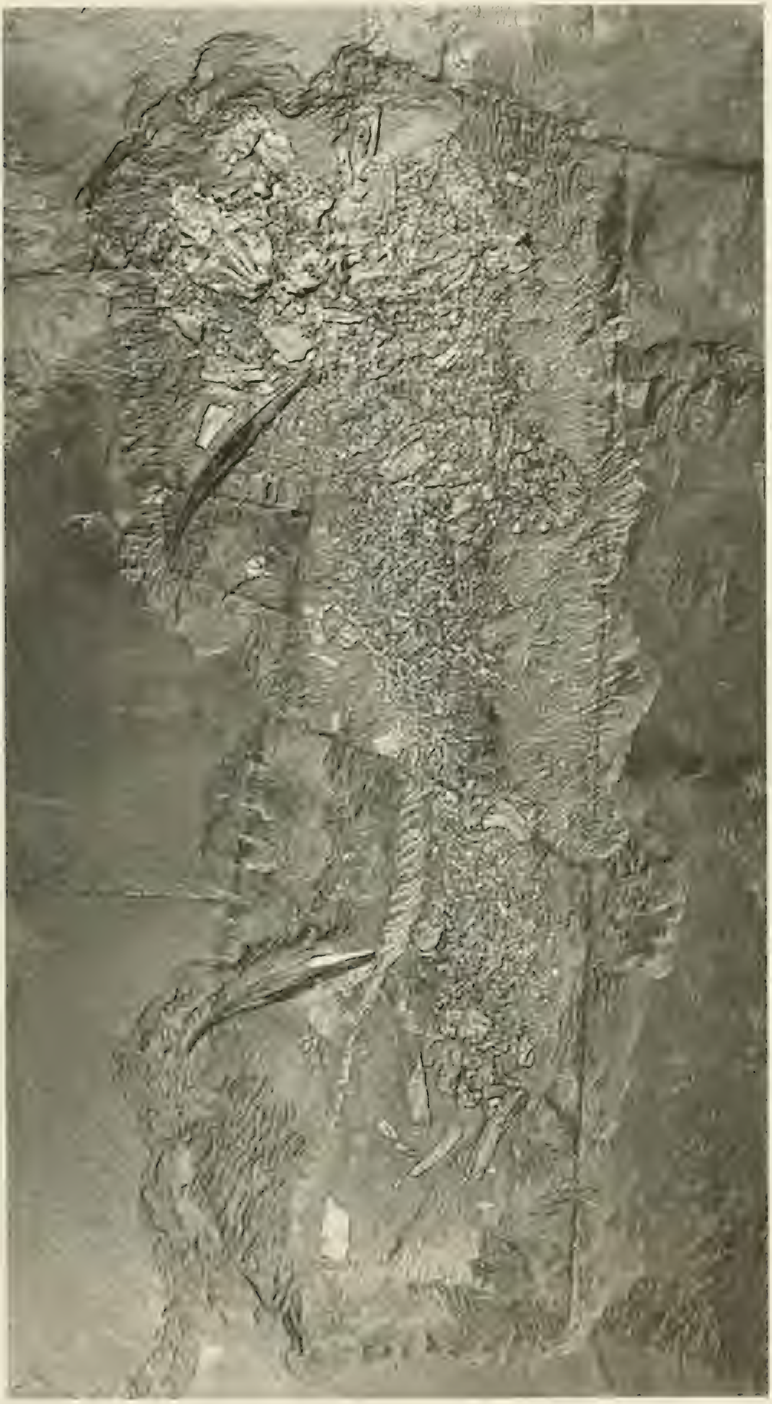


Fig. 11. Whole specimen of *Hybodus hauffianus* Fraas, 1895 from the Schwarzjura εII6 of Ohmden (SMNS 52460).

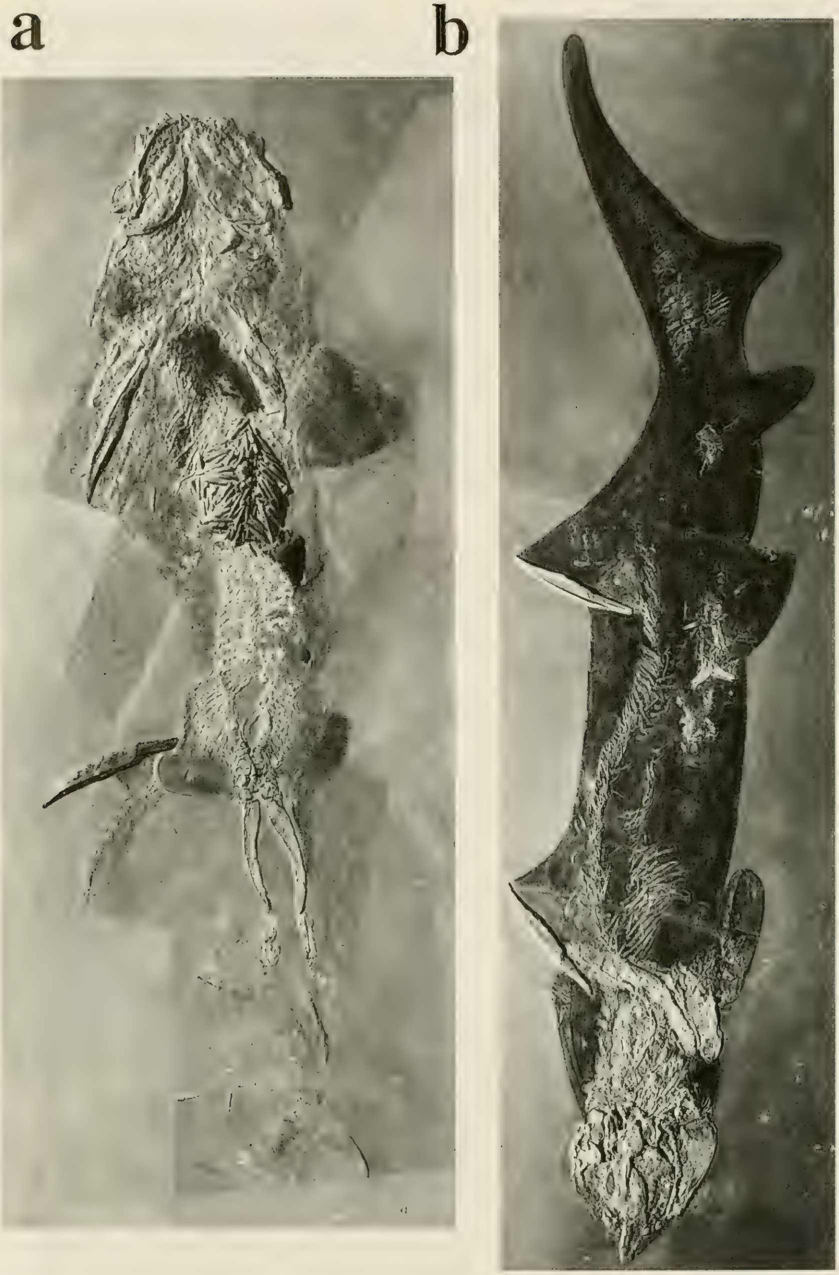


Fig. 12. Articulated, whole bodied specimens of *Hybodus hauffianus* FRAAS, 1895 from the Early Jurassic of Holzmaden. – a: SMNS 10062; b: SMNS 15150.

- *Hybodus ensis* WOODWARD, 1916 from the Middle Purbeck Formation to Grinstead Clay (Late Jurassic to Early Cretaceous) of Britain (PATTERSON, 1966).
- *Hybodus* sp. from the Campanian (Late Cretaceous) of Aachen (ALBERS & WEILER, 1964).
- *Hybodus butleri* THURMOND, 1972 from the ?Aptian to Albian (Early Cretaceous) of Texas.
- *Hybodus* sp. 1 and *Hybodus* sp. 2 from the Campanian to Maastrichtian (Late Cretaceous) of New Jersey, USA (CAPPETTA & CASE, 1975).
- *Hybodus montanensis* CASE, 1978 from the Campanian (Late Cretaceous) of the USA.
- *Hybodus wyomingensis* CASE, 1987 from the Campanian (Late Cretaceous) of the USA.

Amongst those hybodont sharks which develop labial nodes, the teeth of *H. hauffianus* can be distinguished from the following species since it lacks a lingual shelf:

- *Hybodus delabechei* (CHARLESWORTH, 1839) from the Hettangian to Sinemurian (Early Jurassic of Britain (DUFFIN, 1993a).
- *Hybodus raricostatus* AGASSIZ, 1843 from the Hettangian to Sinemurian (Early Jurassic of Britain (DUFFIN, 1993a).
- *Hybodus obtusus* AGASSIZ, 1837 from the Callovian to Oxfordian of Britain (see MARTILL, 1991 pl. 36 fig. 7).

H. hauffianus has non-bifurcating vertical ridges, which distinguishes it from the following species, in which strongly bifurcating vertical ridges are developed:

- *Hybodus cloacinus* QUENSTEDT, 1885 from the Rhaetian and ?Sinemurian of Britain, Belgium and Germany (DUFFIN, 1993a).

Teeth of *H. medius* AGASSIZ, 1843 from the Sinemurian of Britain (DUFFIN, 1993) have a squat, expanded central cusp in contrast to the higher, more slender condition in *H. hauffianus*.

The teeth of *Hybodus parvidens* WOODWARD, 1889 from the Early Cretaceous of Britain and the Paris Basin are generally smaller than those of *H. hauffianus*, seldom have vertical ridge bifurcation, and the vertical ridges usually attain the central cusp and lateral cusplet apices. It is unusual for labial nodes to be developed at the base of any but the central cusp in the Cretaceous species.

The teeth of *H. polycyphus* AGASSIZ, 1837 (the type species of *Polyacrodus*; Middle Triassic of Germany) has a much stronger node on the labial base of the central cusp than is the case in *H. hauffianus*, and a lower, much more inflated crown.

Acknowledgments

I am very grateful to Dr. RONALD BÖTTCHER (Stuttgart) for permission to study the material and the careful checking of the manuscript performed by himself and Dr. G. BLOOS (Stuttgart). Dr. RUPERT WILD (Stuttgart) showed me great hospitality during my visits to the SMNS.

Literature

ABEL, O. (1912): Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. 708 pp., 471 figs.; Stuttgart (Schweizerbart).
- (1916): Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. 281 pp., 100 figs.; Jena (G. Fischer).
- (1927): Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 714 pp., 551 figs.; Jena (G. Fischer).
- (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. 644 pp., 530 figs.; Jena (G. Fischer).

Agassiz, L. (1833–1844): Recherches sur les Poissons Fossiles. 5 vols. 1420 pp. + suppl.; Neuchâtel.

Albers, H. & Weiler, W. (1964): Eine Fischfauna aus den oberen Kreide von Aachen und neuere Funde von Fischresten aus dem Maestricht des angrenzenden belgisch-holländischen Raumes. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **120**: 1–33; Stuttgart.

Biddle, J.P. (1993): Les Elasmobranches de l'Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute-Marne (France). – Belg. Geol. Surv. Prof. Pap., **264**: 191–240, 6 pls.; Brussels.

Biddle, J.P. & Landemaine, O. (1988): Contribution à l'étude des Sélaciens du Crétacé du Bassin de Paris. Découverte de quelques nouvelles espèces associées à une faune de type wealdien dans le Barrêmien supérieur (Crétacé inférieur) des environs de Troyes (Aube). 22 pp., 4 text-figs., 5 pls.; Saint-Dizier (Musée de Saint-Dizier).

Böttcher, R. (1989): Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **B, 155**: 1–19, 19figs.; Stuttgart.

Brown, C. (1900): Über das Genus *Hybodus* und seine systematische Stellung. – Palaeontogr., **46**: 149–174; Stuttgart.

Cappetta, H. (1990): Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Crétacé inférieur du Sud de la France. – Palaeovertebrata, **20**: 33–54, 11figs., 3 pls.; Montpelier.

Cappetta, H. & Case, G.R. (1975): Contribution à l'étude des sélaciens du Groupe Monmouth (Campanien-Maestrichtien) du New Jersey. – Palaeontogr., A, **151**: 1–46, 9 pls.; Stuttgart.

Case, G.R. (1978): A new Selachian fauna from the Judith River Formation (Campanian) of Montana. – Palaeontogr., A, **160**: 176-205, 6 pls.; Stuttgart.

– (1987): A new Selachian fauna from the Late Campanian of Wyoming (Teapot Sandstone Member, Mesaverde formation, Big Horn Basin). – Palaeontogr., A, **197**: 1–37, 15 pls.; Stuttgart.

Charlesworth, E. (1839): Illustrated zoological notices. On the remains of a species of *Hybodus* from Lyme Regis. – Ann. Mag. nat. Hist., n.s. **3**: 242–248; London.

Cuny, G. (1993): Evolution des faunes des vertébrés à la limite Trias-Jurassique en France et au Luxembourg : implications à l'Europe occidentale. – Unpublished thesis, University of Paris VI, No. 9321, 235 pp.; Paris.

Dacqué, E. (1930): Die Erdzeitalter. 565 pp. + 396figs.; München (Oldenbourg).

Delsate, D. (1995): Chondrichthyens mésozoïques du Grand Duché de Luxembourg. – Belg. geol. Surv. Prof. Pap., **278** (1994): 11–21; Brussels.

Delsate, D. & Duffin, C.J. (1993): Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique. – Belg. geol. Surv. Prof. Pap., **264**: 103–136, 10 pls.; Brussels.

Delsate, D. & Godefroit, P. (1995): Chondrichthyens du Toarcien inférieur d'Aubange (Lorraine belge). – Belg. geol. Surv. Prof. Pap., **278**(1994) : 23–43; Brussels.

Doyle, P. & MacDonald, D.J.M. (1993): Belemnite battlefields. – Lethaia, **26**: 65–80; Oslo.

Duff, P. (1842): Sketch of the geology of Moray. 72 pp., 11 pls.; Elgin.

Duffin, C.J. (1983): Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 1. Myriacanthoids and Squalorajoids. – Stuttgarter Beitr. Naturk. B, **97**: 1–41, 7figs., 5 pls.; Stuttgart.

– (1988): The Upper Jurassic selachian *Palaeocarcharias* de Beaumont (1960). – Zool. J. Linn. Soc., **94**: 271–286; London.

– (1993): Teeth of *Hybodus* (Selachii) from the Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset (southern England): preliminary note. – Belg. geol. Surv. Prof. Pap. **264**: 45–52; Brussels. – [1993a]

– (1993): The palaeospinacid shark *"Synechodus" jurensis* (Schweizer, 1964) from the Late Jurassic of Germany. – Belg. geol. Surv. Prof. Pap., **264**: 157–174, 3 pls.; Brussels. – [1993b]

Duffin, C.J., & Sigogneau-Russell, D. (1993): Fossil shark teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. – Belg. geol. Surv. Prof. Pap., **264**: 175–190, 1 pl.; Brussels.

Duffin, C.J. & Ward, D.J. (1993): The Early Jurassic palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England. – Belg. geol. Surv. Prof. Pap., **264**: 53–102, 12 pls.; Brussels.

Egerton, P.M.G. (1845): Description of the mouth of a *Hybodus* found by Mr Botscawen Nibbetson in the Isle of Wight. – Quart. J. Geol. Soc. Lond., **1**: 197–199; London.

FRAAS, E. (1895): Ein Fund von Skeletresten von *Hybodus* (*Hybodus Hauffianus* E. FRAAS). – Ber. Versamm. oberrhein. geol. Ver., **28**: 24–26, 1 fig.; Stuttgart.

– (1896): Neue Selachier-Reste aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, **52**: 1–25; Stuttgart.

– (1910): Der Petrefaktensammler. Ein Leitfaden zum Sammeln und Bestimmen der Versteinerungen Deutschlands. 249 pp., 139 figs., 72 pls.; Stuttgart (Lutz).

FRENTZEN, K. (1936): Ein fossiler Mageninhalt aus dem Lias Delta (Amaltheen-Schichten) von Reichenbach. O.A. Aalen. – Beitr. naturk. Forsch. S.W. Deutschland, **1**: 153–156; Karlsruhe.

HALTER, M.C. (1995): Additions to the Fish Fauna of N.W. Europe. 3. Three new species of the genus *Scyliorhinus* from the Late Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) of the Limburg area (Belgium and The Netherlands) with a reassignment of four additional fossil species to the genus *Scyliorhinus* sensu stricto. – Belg. geol. Surv. Prof. Pap., **278** (1994): 65–109; Brussels.

HAUFF, B. (1933): Neue Funde aus Holzmaden. – Aus der Heimat, **46**: 161–164, pls. 25–26; Öhringen.

– (1953): Das Holzmadenbuch. 80 pp., 4 figs. 80 pls.; Öhringen (Rau).

– (1960): Das Holzmadenbuch. 2nd edition. 80 pp., 4 figs. 80 pls.; Öhringen (Rau).

HAUFF, B. & HAUFF, R.B. (1981): Das Holzmadenbuch. 136 pp., 188 figs.; Holzmaden (B.Hauff).

HERMAN, J. (1977): Les sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Éléments d'une biostratigraphique intercontinentale. – Mém. Servir Explic. Cartes géol. min. Belg., **15**: 1–401; Brussels.

JAEKEL, O. (1889): Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk Lothringens. – Abh. geol. Spezialkt. Elsass–Lothringen., **3**: 275–332.; Strassburg.

– (1906): Neue Rekonstruktionen von *Pleuracanthus sessilis* und von *Polyacrodus* (*Hybodus*) *hauffianus*. – Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin, **1906**: 155–159; Berlin.

JÄGER, M. (1985): Saurier und Seelilien. 36 pp.; Konstanz (Seekreis).

KOKEN, E. (1907): Ueber *Hybodus*. – Geol. palaeont. Abh., **9**: 259–276, 4 figs., pls. 11–14; Jena.

LISZKOWKSI, J. (1993): Die Selachierfauna des Muschelkalks in Polen : Zusammensetzung, Stratigraphie und Paläoökologie. – *In*: HAGDORN H. & SEILACHER, A. (eds.) : Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991: 177–185, 7 figs.; Stuttgart (Goldschneck).

LIU, H-T. (1962): Two new *Hybodus* from North Shensi, China. – Vertebr. palasiat., **6**: 150–156; Peking.

MAISEY, J.G. (1977): The fossil selachian fishes *Palaeospinax* EGERTON, 1872 and *Nemacanthus* AGASSIZ, 1837. – Zool. J. Linn. Soc., **60**: 259–273; London.

– (1978): Growth and form of finspines in hybodont sharks. – Palaeontology, **21**: 657–666, pl. 72; Cambridge.

– (1982): The anatomy and interrelationships of Mesozoic hybodont sharks. – Am. Mus. Novitates, **2724**: 1–48; New York.

– (1983): Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. – Am. Mus. Novitates, **2578**: 1–64; New York.

– (1985): Cranial Morphology of the Fossil Elasmobranch *Synechodus dubrisiensis*. – Am. Mus. Novitates, **2804**: 1–28; New York.

– (1986): The Upper Jurassic Hexanchoid Elasmobranch *Notidanoides* n. g. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **172**: 83–106; Stuttgart.– [1986a]

– (1986): Anatomical revision of *Hybodus fraasi* (Chondrichthyes, Elasmobranchii). – Am. Mus. Novitates, **2857**: 1–16; New York.– [1986b]

– (1987): Cranial anatomy of the Lower Jurassic shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with comments on Hybodontid systematics. – Am. Mus. Novitates, **2878**: 1–39; New York.

MARTILL, D.M. (1991) : 9. Fish. – *In*: MARTILL, D. M. & HUDSON, J. D. (eds.): Fossils of the Oxford Clay, 286 pp.; London (Palaeontological Association).

MÜLLER, A. (1989): Selachier (Pisces: Neoselachii) aus dem höheren Campanium (Oberkreide) Westfalens (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland). – Geol. Paläont. Westf., **14**: 1–161; Münster.

MUNDLOS, R. (1979): Wunderwelt im Stein. 280 pp., 264 figs.; München (Mosaik).

PATTERSON, C. (1966): British Wealden Sharks. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), **11**: 283–350, 5 pls.; London.

POLLARD, J.E. (1968): The gastric contents of an ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. – Palaeontology, **11**: 376–388; London.

– (1990): Evidence for diet.– *In*: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.): Palaeobiology, a synthesis: 362–367; Oxford (Blackwell Scientific Publications).

PRIEM, F., (1911): Etude des poissons fossiles du Bassin parisien (supplément). – Ann. Paléont., **6**: 1–44; Paris.

PROBST, E. (1986): Deutschland in der Urzeit. Von der Entstehung des Lebens bis zum Ende der Eiszeit. 479 pp.; München (C. Bertelsmann).

QUENSTEDT, F. A. (1858): Der Jura. VI + 842 pp., 42 figs., 100 pls.; Tübingen.

RIETSCHEL, S. (1977): Ein Belemnitentier mit Weichteilerhaltung und Rostrum im Senckenberg. – Natur und Museum, **107**: 121 – 130; Frankfurt.

SAINT-SEINE, P. & CASIER, E. (1962): Poissons fossiles des couches de Stanleyville (Congo). Deuxième partie: La faune marine des Calcaires de Songa. – Ann. Mus. roy. Afrique centrale, **44**: 1–52, 17 figs., 9 pls.; Tervuren.

SCHAEFFER, B. & PATTERSON, C. (1984): Jurassic fishes from the Western United States, with Comments on Jurassic Fish Distribution. – Am. Mus. Novitates, **2796**: 1–86; New York.

SCHMIDT, M. (1921): *Hybodus hauffianus* und die Belemnitenschlachtfelder. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **77**: 103–107; Stuttgart.

SIVERSON, M. (1993): Maastrichtian squaloid sharks from Southern Sweden. – Palaeontology, **36**; 1–19, 4 pls.; London.

THIES, D. (1983): Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **58**: 1–116, 11 figs., 15 pls.; Frankfurt.

THURMOND, J.T. (1972): Cartilaginous fishes of the Trinity Group and related rocks (Lower Cretaceous) of north central Texas. – Southeastern Geol., **13**: 207–227; Durham.

URLICHS, M., WILD, R. & ZIEGLER, B. (1979): Fossilien aus Holzmaden. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **36**: 1– 95, 111 figs.; Stuttgart.

– (1994): Der Posidonien-Schiefer des unteren Juras und seine Fossilien. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **11**: 1–34, 50 figs.; Stuttgart.

VAN DIGGELEN, J. (1986): Belemnieten. – Gea, **19**: 1–25; Amsterdam.

WAGNER, G. (1950): Einführung in die Erd- und Landschaftsgeschichte mit besonderer Berücksichtigung Süddeutschlands, **2**. 664 pp., 200 pls., 565 figs.; Öhringen (Rau).

WEIGELT, J. (1927): Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. 227 pp., 37 pls., 28 figs.; Leipzig (Weg).

WEILER, W. (1934): Ein fossiler Cybiide mit Mageninhalt. – Palaeobiologica, **6**: 17–24; Wien.

WINKLER, T.C. (1880): Déscription de quelques restes de poissons fossiles des terrains triassiques des environs de Wurzbourg. – Arch. Mus. Teyler, **5**: 109–149; Haarlem.

WOODWARD, A.S. (1889): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part 1. xlvii + 474 pp. London (BMNH).

– (1916): The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations, Part 1. – Palaeontogr. Soc. Monogr.: 105–148; London.

ZIEGLER, B. (1986): Der schwäbische Lindwurm. Funde aus der Urzeit. 171 pp. + 166 figs.; Stuttgart (Thiess).

– (1988): Führer durch das Museum am Löwentor. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **27**: 100 pp., 133 figs.; Stuttgart.

– (1992): Guide to the Löwentor Museum. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **27**: 1–100, 133 figs.; Stuttgart.

ZIEGLER, B. & SIEGEL, H. (1988): Das Museum am Löwentor. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **21**: 39 pp., 37 figs.; Stuttgart.

Address of the author :

Dr. C.J. Duffin, 146 Church Hill Road, Sutton, Surrey SM3 8NF, England.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 257	51 p., 10 pl., 24 fig.	Stuttgart, 30. 12. 1997

L'ichthyofaune pliocène de Willershausen am Harz (Basse Saxe, Allemagne) – un réexamen

The Pliocene fish fauna of Willershausen am Harz (Lower Saxony, Germany) – a restudy

Par Jean Gaudant, Paris

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Avec 10 planches et 24 figures

Abstract

The revision of the Pliocene fish fauna from Willershausen am Harz (Lower Saxony, Germany) revealed for the first time in this locality the remains of a pike: *Esox* cf. *lucius* L. and the occurrence of a crucian carp: *Carassius* cf. *carassius* (L.). A new species of tench having a furcated caudal fin is described: *Tinca pliocaenica* n. sp. As well, the perches from Willershausen are slightly different from the Recent species *Perca fluviatilis* L. They are described as *Perca fossilis* n. sp. Additionally, the cyprinids described by WEILER as *Aspius* aff. *gracilis* AGASSIZ are referred to the Recent species *Scardinius erythrophthalmus* (L.), whereas the occurrence of *Rutilus rutilus* (L.), or of a directly related species, is confirmed. Finally, the Silurid skeleton initially described as *Pliosilurus primus* WEILER is referred to the Recent genus *Silurus* L.

This freshwater fish fauna characterizes a typically lacustrine environment without any brackish influence. From a palaeoclimatological point of view, it is indicative of conditions rather similar to the Recent climate of Central Europe. However, this interpretation does not take into account the occurrence of thermophilous elements, both in the flora and in the fauna (Insects, Urodels and Chelonians).

Résumé

La révision de l'ichthyofaune pliocène de Willershausen am Harz (Basse Saxe, Allemagne) a permis d'y signaler pour la première fois les restes d'un brochet: *Esox* cf. *lucius* L. et la présence d'un carassin: *Carassius* cf. *carassius* (L.). Une nouvelle espèce de tanche est décrite: *Tinca pliocaenica* n. sp. De même, les perches de Willershausen diffèrent légèrement de l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. Elles sont décrites comme *Perca fossilis* n. sp. En outre, les Cyprinidae décrits par WEILER comme *Aspius* aff. *gracilis* AGASSIZ appartiennent réellement à l'espèce actuelle *Scardinius erythrophthalmus* (L.), tandis que la présence de *Rutilus rutilus* (L.) ou d'une espèce très proche est confirmée. Enfin, le squelette décrit initialement comme *Pliosilurus primus* WEILER est rapportée au genre actuel *Silurus* L.

Cette ichthyofaune dulcaquicole caractérise un environnement typiquement lacustre, dénué d'influences saumâtres. D'un point de vue paléoclimatique, l'association étudiée indique des conditions pratiquement semblables au climat actuel de l'Europe centrale. Cette interprétation ne tient cependant pas compte de la présence d'éléments thermophiles à la fois dans la flore et dans la faune (Insectes, Urodèles et Chéloniens).

Zusammenfassung

Die Revision der pliozänen Fischfauna von Willershausen am Harz (Niedersachsen) führt zum Erstnachweis eines Hechtes: *Esox* cf. *lucius* L. und einer Karausche: *Carassius* cf. *carassius* (L.). Eine neue Schleienart mit gegabelter Schwanzflosse wird beschrieben: *Tinca pliocaenica* n. sp. Außerdem zeigt sich, daß sich die Barsche von Willershausen etwas von der rezenten Art *Perca fluviatilis* L. unterscheiden. Sie werden als *P. fossilis* n. sp. beschrieben. Ferner werden die Cypriniden, die WEILER als *Aspius* aff. *gracilis* AGASSIZ bestimmt hat, zur rezenten Art *Scardinius erythrophthalmus* (L.) gestellt, während das Vorkommen von *Rutilus rutilus* (L.) oder einer sehr nahe verwandten Art bestätigt werden kann. Schließlich wird das Welsskelett, das Weiler als *Pliosilurus primus* WEILER beschrieben hat, zur rezenten Gattung *Silurus* L. gestellt.

Diese Süßwasser-Fischfauna kennzeichnet ein typisches lacustrisches Milieu ohne jeden brackischen Einfluß. Paläoklimatologisch weist die Fauna auf ein Klima hin, das dem heutigen in Zentraleuropa sehr ähnlich war. Diese Interpretation berücksichtigt jedoch nicht das Vorkommen von wärmeliebenden Elementen in Flora und Fauna (Insekten, Urodelen und Schildkröten).

1. Introduction

Le gisement fossilifère pliocène de Willershausen am Harz est situé sur le flanc occidental du Harz, à une trentaine de kilomètres au Nord-Nord-Est de Göttingen (Fig. 1), à l'extrémité méridionale du petit bassin pliocène d'Oldenrode-Düderode-Willershausen, principalement encadré par des affleurements triasiques (VINKEN, 1967). Dans ce bassin, deux sondages (W1/54 et W2/54), implantés à environ un kilomètre au Nord de Willershausen, ont recoupé respectivement 46,85 et 91,50 m de sédiments pliocènes reposant sur le Lias (FINKENWIRTH, 1964). D'après VINKEN (1967), la partie inférieure de la carrière de Willershausen entaille à la base 12 mètres d'argile de couleur alternativement vert clair, gris-rougeâtre et jaune. Au-dessus, prennent place en discordance (10–15°) environ 24 mètres d'argile gris-bleu, plus rarement verdâtre, en partie bitumineuse, finement litée, contenant des nodules de calcaire marneux finement lité, fossilifère. Plus haut s'observent encore 1,80 mètre d'argile vert-jaune clair et 4 mètres de sable fin gris-jaune, surmontés de dépôts récents: lentilles de graviers, produits de solifluxion et loess décalcifié («Lösslehm»). Dans ce petit bassin dont le diamètre devait mesurer environ 200 mètres, MEISCHNER & PAUL (1977) ont mis en évidence l'existence d'une zonation concentrique de nature écologique entre sables littoraux («Ufersand») à la périphérie, argile claire et argile sombre, celle-ci étant interprétée comme un sédiment qui se serait accumulé dans l'hypolimnion stagnant anoxique du fond. Ces auteurs ont remarqué en outre que ces trois faciès sont recoupés par un banc carbonaté (appelé «Mergelbank» par WEGELE, 1914), finement lité (les lamines alternativement claires et sombres ont généralement une épaisseur de 1 à 2 millimètres), très fossilifère, épais d'une cinquantaine de centimètres et qui, de calcitique à la périphérie du bassin, devient dolomitique au centre de celui-ci. L'abondance des fossiles (principalement flore foliaire, insectes, poissons et grenouilles) est maximale au centre du bassin, alors qu'à la périphérie de celui-ci, ce banc renferme surtout des Gastéropodes et quelques Crustacés (*Astacus*). Il est à noter que d'autres Vertébrés inférieurs ont été découverts dans ce

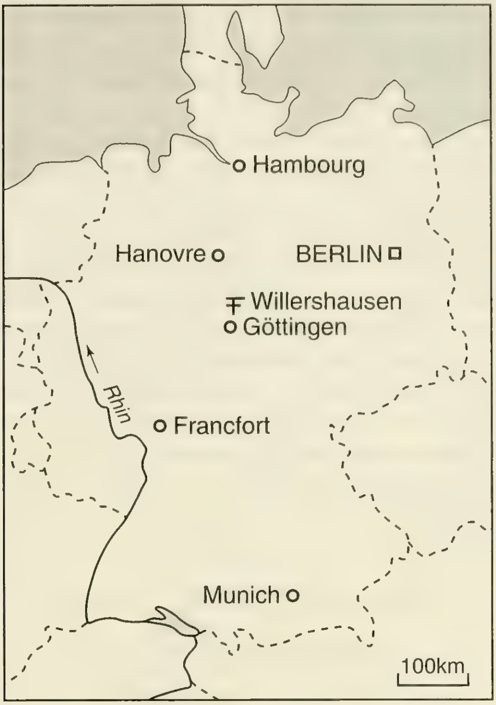


Fig. 1. Localisation du gisement fossilifère de Willershausen.

même niveau: *Rana strausi* Špinar (Špinar, 1980), *Andrias scheuchzeri* (Holl) (Westphal, 1967) et *Chelydropsis strausi* (Schmidt) (Schmidt, 1966).

L'âge des sédiments fossilifères de Willershausen am Harz a été précisé grâce à la découverte de Mammifères dans ce gisement. Parmi ceux-ci, il faut citer la présence d'un Proboscidien, *Anancus* (= *Mastodon*) *arvernensis* (Croizet & Jobert), signalée par Wegele (1914) et Klähn (1932) dans des sables argileux («toniger Sand»). Or, d'après Mein (1990), cette espèce caractérise les biozones mammaliennes MN 15 et MN 16.

De plus, le banc carbonaté fossilifère a livré quelques squelettes de Muridae fossilisés avec leur pelage qui ont été rapportés par Rietschel & Storch (1974) à l'espèce *Apodemus atavus* Heller. Cette espèce n'était précédemment connue que dans le gisement pliocène de Gundersheim. Elle a été retrouvée récemment dans le nouveau gisement de Gundersheim-4 (Findling) que Fejfar & Storch (1990) attribuent à la biozone mammalienne MN 15.

Les autres restes de Mammifères découverts à Willershausen am Harz se limitent à un membre postérieur de Cervidae: *Cervus* aff. *sedgwicki* Falconer (Klähn, 1932) et à une dent de Tapir (Schmidt, 1949). Ils n'apportent donc aucune information utilisable d'un point de vue stratigraphique.

En conséquence, en se fondant sur la présence à Willershausen am Harz d'*Anancus arvernensis* (Croizet & Jobert) et de *Parapodemus atavus* (Heller), il est possible de rapporter ce gisement à la biozone mammalienne MN 15, c'est-à-dire au Ruscinien supérieur.

L'ichthyofaune fossile de Willershausen fut initialement examinée par WEGELE (1914) qui en dressa la première liste faunique composée des cinq espèces suivantes: *Perca fluviatilis* L. *fossilis* nov. var., *Tinca furcata* AGASSIZ, *Leuciscus rutilus* (L.) *fossilis* nov. var., *Leuciscus pusillus* AGASSIZ et *Gobio analis* AGASSIZ. Bien qu'elle ait été ensuite décrite par WEILER (1933, 1956), elle nécessitait un réexamen en raison de la récolte de nouveaux matériaux qui ont enrichi récemment les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen (IMGPGö; principalement collections H. SCHMIDT et A. STRAUS), du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart (SMNS; collections R. MUNDLOS et E. EDINGER) et du Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld (collections A. RIECHERS et FUHRMANN). Cela a permis de préciser la liste faunique de ce gisement que nous avions précédemment complétée à l'issue d'une étude préliminaire des matériaux récoltés postérieurement à la publication des travaux de WEILER (GAUDANT, 1987). Toutefois, en raison du manque de finesse du sédiment fossilifère, notre connaissance anatomique des espèces identifiées à Willershausen demeure encore très incomplète.

2. Etude anatomique et taxonomique

Famille Esocidae CUVIER

Genre *Esox* L.

Esox cf. *lucius* L.

Pl. 1

La présence d'un brochet dans le Pliocène de Willershausen am Harz a été mise en évidence grâce à un toit crânien isolé fossilisé dans un échantillon silteux de couleur grisâtre qui, d'après D. MEISCHNER (communication orale), provient de l'argile claire («heller Ton»). Ce spécimen, récolté par A. STRAUS, est conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen, sous le numéro de catalogue IMGPGö. 52–12421.

Ce toit crânien provient d'un individu d'assez grande taille puisque la longueur de la partie conservée des frontaux mesure approximativement 85 mm, ce qui devait correspondre à une longueur standard proche de 400 mm. Les frontaux, très allongés, sont caractérisés par le développement de leur région préorbitaire qui est étroite par rapport à la région postorbitaire puisque le rapport entre les largeurs de ces deux régions est inférieur à 20 %. Si l'on compare les proportions des frontaux de Willershausen à ceux d'un brochet européen actuel (*E. lucius* L.) de taille comparable, on constate que, chez ce dernier, la largeur maximale de l'ensemble des deux frontaux égale 31,4 % de la distance séparant l'avant du rostral du bord postérieur des frontaux. Le rostral et les préfrontaux n'étant pas conservés sur le toit crânien de Willershausen, on peut observer que la largeur maximale de l'ensemble des deux frontaux égale 30,6 % de leur longueur conservée, ce qui laisse présumer que, sur cette pièce, le rapport entre la largeur maximale de l'ensemble des deux frontaux et la distance séparant l'avant du rostral du bord postérieur des frontaux devait être inférieur à 30 %. Cela suffit à distinguer le brochet pliocène de Willershausen de l'espèce miocène *E. lepidotus* AGASSIZ car nous avons pu constater que ce rapport est voisin de 36 % sur le spécimen d'Öhningen inventorié B.M.(N.H.) P. 42775, conservé à Londres, au Département de Paléontologie du Natural History Museum.

Un hyomandibulaire isolé est observable en arrière du toit crânien sur la pièce de Willershausen. Il est caractérisé par sa tête articulaire triangulaire, le grand développement de son processus opercularis et la forme de sa branche ascendante qui s'élargit très fortement vers le bas. Il semble avoir été en tous points semblable à l'hyomandibulaire de l'espèce européenne actuelle *E. lucius* L.

Rapports et différences.– Nous avons montré précédemment que le toit crânien de brochet découvert à Willershausen ne semble pas avoir différé de manière significative de l'espèce européenne actuelle *E. lucius* L. C'est pourquoi, faute d'avoir pu observer un nombre suffisant de caractères sur le fossile de Willershausen, il nous paraît préférable de le désigner comme *E.* cf. *lucius* L., ainsi que nous l'avons fait précédemment (GAUDANT, 1987).

On notera par ailleurs qu'un toit crânien de brochet caractérisé par sa forme allongée a également été découvert dans le Tiglien stratotypique de Tegelen (Pays-Bas), attribué à la biozone mammalienne MN 17 (GAUDANT, 1979). Des restes fragmentaires (dentaire, dents et vertèbres isolées) ont également été décrits par WEILER (1965) dans l'argile interglaciaire de Bilshausen qui serait plus ancienne que la glaciation d'Elster (=Mindel).

Famille Cyprinidae BONAPARTE

Genre *Carassius* NILSSON

Carassius cf. *carassius* L.

Fig. 2–3 ; Pl. 2

La présence du genre *Carassius* NILSSON dans le Pliocène supérieur de Willershausen est indiquée par deux petits spécimens dont un seul est entier. Ce dernier qui porte le numéro 592 fait partie de la collection Riechers (Clausthal-Zellerfeld). Comme indiqué sur l'étiquette manuscrite qui l'accompagne, ce fossile a été examiné le 28 décembre 1964 par W. WEILER qui l'a identifié comme *Carassius* sp. Le second fossile, dont la région caudale manque est conservé à Göttingen (IMGPGö 52–23 648).

Ces deux représentants du genre *Carassius* NILSSON sont des alevins: la longueur standard estimée du plus grand n'excède pas 27 mm. Tous deux possèdent un corps trapu dont la hauteur maximale est comprise environ trois fois dans la longueur standard. La tête, massive, constitue environ le tiers de la longueur standard. Il en est de même pour la nageoire caudale.

Les mensurations du spécimen de la collection Riechers s'établissent comme suit:

Longueur totale	28	mm
Longueur standard	21	mm
Hauteur maximale du corps	8	mm
Longueur de la tête	7	mm
Distance antédorsale	10,5	mm
Distance antéanale	15,5	mm
Distance antépectorale	7	mm
Distance antépelvienne	10,5	mm
Longueur de la dorsale	3,5	mm
Longueur de l'anale	3,5	mm
Longueur des pectorales	–	
Longueur des pelviennes	3,5	mm

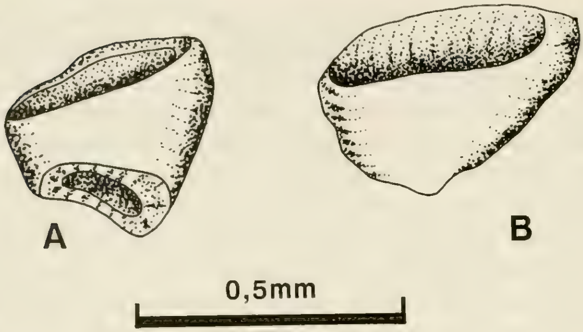


Fig. 2. *Carassius* cf. *carassius* (L.). Dents pharyngiennes prélevées sur le spécimen n° 592 de la collection Riechers (Clausthal-Zellerfeld).

Longueur basale de la dorsale	6,5 mm
Longueur basale de l'anale	2 mm
Longueur du pédicule caudal	2 mm
Hauteur du pédicule caudal	2,5 mm

La tête. – Relativement trapue, elle est presque aussi haute que longue. L'orbite est assez grande: son diamètre horizontal égale approximativement le tiers de la longueur de la tête. Elle est traversée par le parasphénoïde un peu au-dessous de son milieu. La cavité buccale, oblique, est relativement courte: l'articulation de la mandibule avec le crâne prend place très peu en arrière de la verticale passant par le bord antérieur de l'orbite. De ce fait, le préopercule possède une branche horizontale relativement longue. L'opercule paraît être au contraire étroit puisque sa largeur égale seulement le quart de la longueur de la tête.

Deux dents pharyngiennes ont été prélevées sur le spécimen n° 592 provenant de la collection Riechers. On y reconnaît (Fig. 2A; Pl. 2, fig. 3) une avant-dernière dent gauche (notée 2 par Rutte, 1962) dont la couronne, plus compacte, porte dorsalement une aréa masticatrice («Kaufläche») relativement large en forme de gouttière. Une petite éminence conique située près de l'extrémité latérale de l'aréa masticatrice est interprétée comme un crochet résiduel. Nous avons pu observer également une dent postérieure gauche, notée 1 dans le système proposé par Rutte (1962). C'est une dent à couronne très aplatie, de forme triangulaire, fortement étirée latéralement, qui porte sur sa face postérieure une aréa masticatrice faiblement évidée au-dessous de son arête supérieure (Fig. 2B; Pl. 2, fig. 4).

Le corps. – La colonne vertébrale paraît avoir été composée de 27 ou 28 vertèbres libres auxquelles il faut ajouter les quatre vertèbres antérieures modifiées pour constituer l'appareil de Weber. En arrière de celui-ci on dénombre en effet 15 ou 16 vertèbres abdominales libres et 12 vertèbres postabdominales. Les centra vertébraux, relativement trapus, portent des neurapophyses et des hémapophyses bien développées, notamment en ce qui concerne les quatre neurapophyses situées en avant de la nageoire dorsale puisque leur extrémité atteint presque le bord dorsal de l'animal. Dans la région postabdominale, le développement des apophyses vertébrales est relativement moins important puisque l'extrémité distale des neurapophyses se situe pratiquement aux 2/3 de la distance séparant les bords supérieur et inférieur des centra vertébraux, respectivement des bords dorsal et ventral de l'animal.

Les côtes pleurales, au nombre de 14 ou 15 paires, sont longues et robustes puisque, à l'exception des dernières paires qui sont plus courtes, leur extrémité distale atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale.

Il n'a été possible d'observer ni epineuralia ni epipleuralia. Cela s'explique probablement par leur faible degré d'ossification dû au caractère juvénile des spécimens étudiés.

La nageoire caudale est assez faiblement échancrée à son extrémité distale car la longueur de ses lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de celle du plus long lépidotriche du lobe dorsal. Elle se compose de 19 lépidotriches principaux, dont 17 bifurqués. En avant des rayons principaux prennent place, dorsalement et ventralement, environ six rayons marginaux courts.

Le squelette caudal axial est formé de trois composants dont les apophyses neurales et hémales sont allongées ou plus ou moins modifiées pour soutenir la nageoire caudale. Postérieurement, on distingue le complexe uro-terminal, prolongé vers l'arrière par l'uroneural (pleurostyle), redressé d'une trentaine de degrés par rapport à l'axe de la colonne vertébrale. Le complexe uro-terminal supporte ventralement le parhypural et les hypuraux, qui étaient très vraisemblablement au nombre de cinq. Dorsalement, un épural unique surmonte le pleurostyle. Il fait suite à l'arc neural réduit qui surmonte le complexe uro-terminal. En avant de celui-ci, deux centra préuraux libres supportent des neurapophyses et des hémapophyses très longues qui contribuent principalement au soutien des rayons marginaux dorsaux et ventraux de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale, composée d'une vingtaine de rayons, est caractérisée par la longueur de sa base qui occupe près de la moitié de la longueur du dos, mesurée de l'arrière de la tête à l'origine du lobe dorsal de la nageoire caudale. Elle est insérée en avant de la verticale passant par la base des pelviennes. On y distingue à l'avant un ou deux rayons courts auxquels fait suite un fort rayon ossifié dont le bord postérieur est faiblement crénelé, comme on peut le voir sur la pièce inventoriée IMGPGö 23648a. En arrière de ce rayon prennent place 18 ou 19 lépidotriches articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. La longueur du plus long rayon de la dorsale n'atteint pas la moitié de la hauteur maximale du corps.

L'endosquelette de la nageoire dorsale se compose de 19 ou 20 axonostes proximaux qui, à l'exception du plus antérieur, lequel est bifide, sont constitués d'une baguette grêle soutenant une lamelle osseuse trangulaire disposée dans le plan sagittal.

La nageoire anale est petite. Elle occupe une position très reculée puisqu'elle débute sur la verticale passant par la base des derniers lépidotriches de la dorsale. On distingue à l'avant un très court rayon derrière lequel prend place un rayon ossifié dont le bord postérieur est assez fortement crénelé, comme on peut le voir sur le spécimen IMGPGö 23648a (Fig. 3). En arrière de ce rayon ossifié on dénombre 6 ou 7 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale se compose de 6 ou 7 axonostes proximaux. Le plus antérieur est le plus long: son extrémité proximale s'accole en effet à la région distale de la première hémapophyse. Les axonostes proximaux suivants, sensiblement plus courts et dont la taille diminue progressivement vers l'arrière, sont constitués d'une baguette grêle sur laquelle prend appui une lamelle osseuse triangulaire disposée dans le plan sagittal.

De la ceinture scapulaire, le spécimen IMGPGö 23648 permet seulement d'obser-

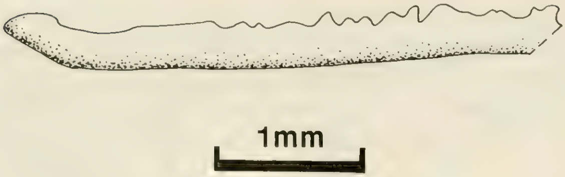


Fig. 3. Carassius cf. *carassius* (L.). Rayon ossifié de la nageoire anale du spécimen IMGPGö 23648a.

ver les restes du cleithrum, du supracleithrum et du postcleithrum ventral. Les nageoires pectorales, insérées en position basse sur le flanc, sont de taille modérée: l'extrémité distale de leurs plus longs rayons atteint presque l'origine de l'anale. On ne connaît pas le nombre de leurs rayons.

Les nageoires pelviennes sont insérées un peu plus près de la base des pectorales que de l'origine de l'anale. Composées d'environ 8 rayons, elles sont assez grandes puisque sur le spécimen IMGPGö 23648, leur extrémité distale atteint presque l'origine de l'anale. On notera toutefois que sur le fossile n° 592 de la collection Riechers, la longueur des pelviennes n'atteint pas les 3/4 de la distance pelvo-anale. Les nageoires pelviennes sont soutenues par des os pelviens triangulaires robustes qui sont bifides vers l'avant.

Le corps était couvert d'écailles cycloïdes de taille modérée dont on peut seulement observer des fragments. Leur surface s'orne de circuli régulièrement espacés. En outre, des radii sont présents sur leur champ antérieur.

Rapports et différences. – Par l'ensemble de leurs caractères, il ne fait aucun doute que les deux spécimens juvéniles décrits précédemment appartiennent bien au genre *Carassius* NILSSON. Une comparaison avec l'espèce européenne actuelle *C. carassius* (L.) montre en effet que leurs caractères méristiques sont similaires: nombre identique de vertèbres (31 ou 32), nageoire dorsale composée de 20 rayons dont un rayon ossifié – alors qu'on en dénombre 18 à 25 chez l'actuel –, nageoire anale comportant, comme chez l'actuel 8 ou 9 rayons dont un rayon ossifié.

La seule différence digne d'être signalée concerne les dents pharyngiennes. En effet, si la dent pharyngienne la plus postérieure (notée 1 par RUTTE, 1962) possède bien une couronne aplatie de forme générale triangulaire et à aréa masticatrice (Kaufläche) à peine évidée, il n'en est pas tout à fait de même pour l'avant-dernière (notée 2 par RUTTE). Cette dent est en effet un peu plus massive (à la fois moins étirée transversalement et plus épaisse) que la dent homologue de *Carassius carassius* (L.). C'est pourquoi il nous a paru nécessaire de laisser subsister un doute quant à l'appartenance spécifique des carassins pliocènes de Willershausen que nous désignons ici comme *Carassius* cf. *carassius* (L.).

Genre *Tinca* CUVIER

Tinca pliocaenica n. sp.

Fig. 4–9; Pl. 3–4

Holotype: Spécimen IMGPGö 991–5 (Pl. 4, fig. 2).

Gisement-type: Ancienne carrière de Willershausen am Harz (banc carbonaté fossilifère).

Age: Pliocène supérieur (biozone mammalienne MN 15).

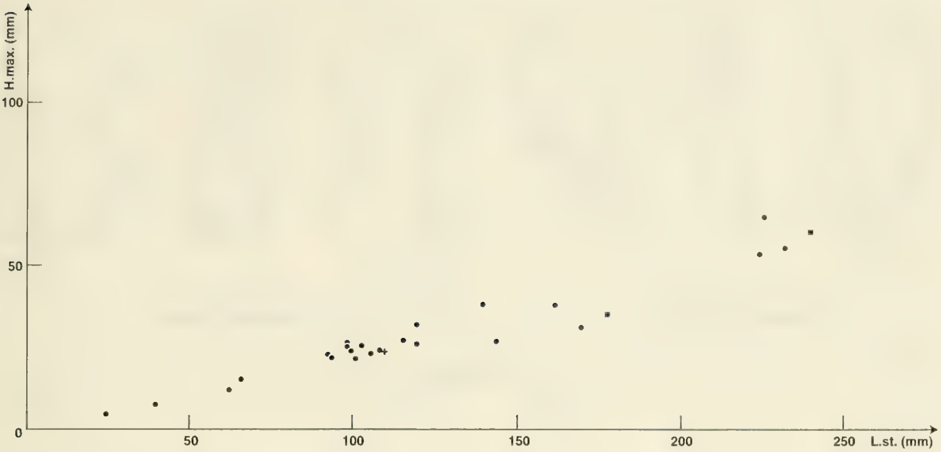


Fig. 4. *Tinca pliocaenica* n. sp. Evolution de la hauteur maximale du corps en fonction de la longueur standard. Le spécimen IMGPGö 991–5, figuré par WEILER (1933) comme *Tinca leptosoma* AGASSIZ, est représenté par une croix (+).

Diagnose. – Tanches à nageoire caudale échancrée dont la longueur des lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de la longueur des plus longs rayons de chaque lobe. Colonne vertébrale composée de 36 à 39 vertèbres. Corps couvert de grandes écailles cycloïdes de forme ovale.

Nous rapportons à cette espèce l'ensemble des spécimens décrits par WEILER (1933) sous les noms *T. furcata* AGASSIZ et *T. leptosoma* AGASSIZ, au sein duquel il ne nous a pas paru possible de distinguer valablement deux populations distinctes. De plus, ce matériel diffère des deux espèces qu'AGASSIZ (1833–1835) avait cru pouvoir distinguer dans le Miocène moyen d'Öhningen.

Forme du corps. – Suivant en cela son illustre prédécesseur, WEILER (1933) décrivit deux espèces distinctes de tanches dans le matériel fossile de Willershausen. Il rapportait ainsi à l'espèce *Tinca furcata* AGASSIZ celles qui étaient caractérisées par un rapport entre la hauteur maximale du corps et la longueur totale égal à 1/3, et il attribuait à l'espèce *T. leptosoma* AGASSIZ celles dont le rapport entre la hauteur et la longueur du corps égale 1/4. En réalité, comme le montre le diagramme qui représente l'évolution de la hauteur maximale du corps en fonction de la longueur standard (Fig. 4), il n'est pas possible d'utiliser ce critère pour isoler deux populations parmi les tanches fossiles de Willershausen qui font preuve d'une importante variabilité, probablement accrue par le dimorphisme sexuel qui affecte ces poissons. De ce fait, la hauteur maximale du corps égale généralement entre 1/5 et 1/3 de la longueur standard. La caudale, échancrée à son extrémité distale, est assez développée puisque sa longueur égale généralement 1/5 à 1/4 de la longueur standard. Il est à remarquer que les tanches fossiles atteignent parfois une grande taille puisque l'un des spécimens mâles examinés devait avoir une longueur standard proche de 240 mm (spécimen IMGPGö 52–31193).

La tête. – Assez grande, elle est comprise environ 3,5 à 4 fois dans la longueur standard. Le manque relatif de finesse du sédiment fait que son anatomie demeure relativement mal connue. L'orbite, de taille modérée, a un diamètre horizontal qui égale environ le tiers de la longueur de la tête. La cavité buccale, faiblement oblique,

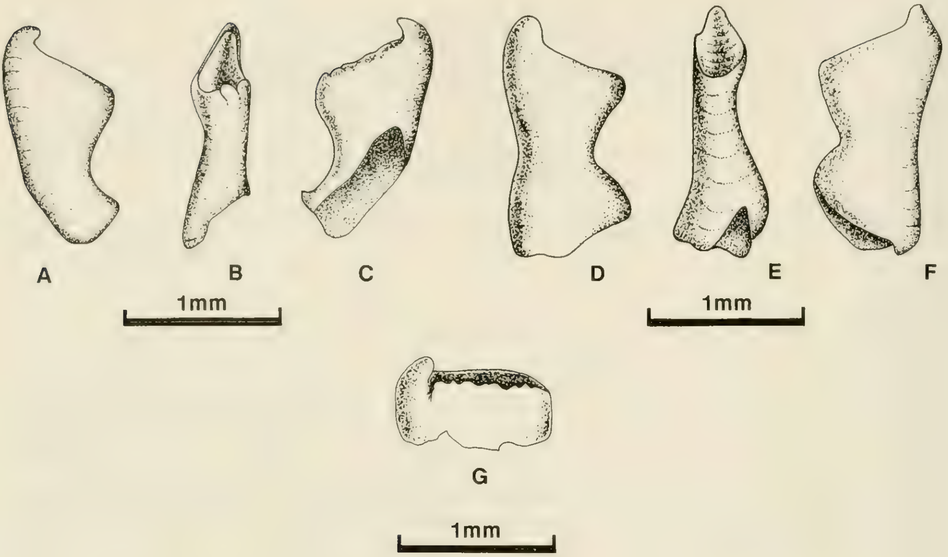


Fig. 5. *Tinca pliocaenica* n. sp. Dents pharyngiennes.

est relativement courte, l'articulation de la mandibule avec le crâne prenant place sous la partie antérieure de l'orbite. Comme le montre le spécimen SMNS 59661, le bord supérieur de l'opercule dessine une faible concavité, ce qui souligne le caractère fortement saillant de son angle antéro-dorsal. Le bord postérieur de l'os, fortement oblique, détermine un angle postéro-ventral proéminent.

Trois dents pharyngiennes ont été prélevées sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers. Elles possèdent une couronne comprimée antéro-postérieurement (Fig. 5A-F; Pl. 4, fig. 1–6) et portent un crochet bien marqué qui prend place à l'extrémité d'une aréa masticatrice («Kaufläche») triangulaire déprimée en gouttière. Celle-ci détermine avec l'axe longitudinal de la dent un angle d'environ 65°. La partie proximale de la dent est sensiblement comprimée, ce qui souligne l'épaulement qui prend place à l'extrémité distale de l'aréa masticatrice. Une dent fragmentaire prélevée sur le même spécimen (Fig. 5G; Pl. 4, fig. 7) possède une aréa masticatrice longue, étroite et relativement profonde qui est délimitée par une crête crénelée, comme c'est également le cas sur une dent de tanche du Tiglien de Tegelen (Pays-Bas) figurée par nos soins (Gaudant, 1979, Pl. 2, fig. 4) et sur les dents de tanches du Villafranchien de Hajnácka (Slovaquie) (Obrhelová, 1970).

Le corps. – La colonne vertébrale se compose de 36 à 39 vertèbres (Fig. 6), parmi lesquelles on distingue le plus souvent 16 à 19 vertèbres abdominales libres situées en arrière des vertèbres modifiées pour constituer l'appareil de Weber, et (15) 16–17 (18) vertèbres postabdominales (Fig. 7). Les centra vertébraux, relativement trapus dans la région abdominale, s'allongent progressivement vers l'arrière. Ils supportent des neurapophyses et des hémapophyses assez longues dont l'extrémité distale prend place environ aux 2/3 de l'espace séparant les régions dorsale et ventrale des centra vertébraux, respectivement des bords dorsal et ventral de l'animal.

Les côtes, au nombre de 15 ou 16 paires, sont longues et robustes. A l'exception des côtes postérieures qui sont plus courtes, leur extrémité distale atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale.

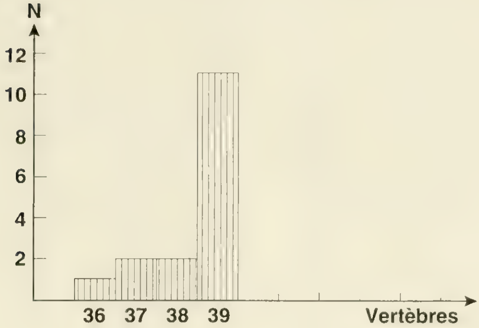


Fig. 6. *Tinca pliocaenica* n. sp. Nombre total de vertèbres.

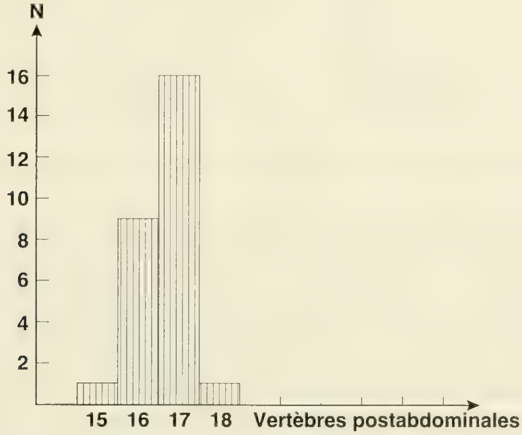


Fig. 7. *Tinca pliocaenica* n. sp. Nombre de vertèbres postabdominales.

Des epineuralia sont présents tout le long de la colonne vertébrale. Des epipleuralia leur font pendant dans la région postabdominale. Une série de huit dorsospinalia est observable en avant de la nageoire dorsale. Le plus antérieur, situé au-dessus des vertèbres modifiées pour constituer l'appareil de Weber, est élargi en lame. Sept autres dorsospinalia allongés verticalement et à extrémité distale élargie prennent place en arrière de celui-ci.

La nageoire caudale est assez modérément fourchue à son extrémité distale. En effet, la longueur de ses lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle est formée de 19 rayons principaux dont 17 sont à la fois articulés et bifurqués. Plus en avant prennent place, dorsalement et ventralement, 7 ou 8 rayons marginaux.

Le squelette caudal axial est formé de quatre éléments qui soutiennent la nageoire caudale par leurs neurapophyses et hémapophyses allongées ou plus ou moins profondément modifiées. A l'arrière prend place le complexe uro-terminal qui supporte ventralement le parhypural et cinq hypuraux. Postérieurement, le complexe uro-terminal est prolongé par le pleurostyle (uroneural) sensiblement redressé, qui détermine avec l'axe longitudinal de la colonne vertébrale un angle d'environ 160°.

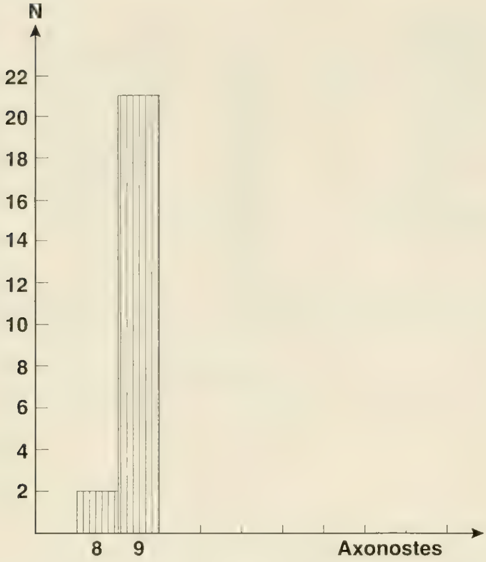


Fig. 8. *Tinca pliocaenica* n. sp. Composition de l'endosquelette de la nageoire dorsale.

Dorsalement, le complexe uro-terminal est surmonté par un arc neural réduit en arrière duquel prend place un épural allongé. Les trois centra préuraux libres portent chacun une neurapophyse allongée qui concourt au soutien des rayons antérieurs du lobe dorsal de la caudale. De même, les hémapophyses des deux centra préuraux libres les plus postérieurs sont sensiblement allongées pour soutenir les rayons antérieurs du lobe ventral de la caudale.

La nageoire dorsale est insérée un peu en avant du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux, la nageoire dorsale débute pratiquement au-dessus des nageoires pelviennes. Elle débute par un ou deux rayons courts en arrière desquels prend place le plus long rayon de la nageoire dont la longueur égale environ les 3/4 de la hauteur du corps. Plus en arrière on dénombre sept à neuf lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale comporte huit ou, le plus souvent, neuf axonostes proximaux (Fig. 8) allongés en forme de baguette sur laquelle prend appui une lamelle osseuse triangulaire disposée dans le plan sagittal. Seul l'axonoste antérieur, bifide, est sensiblement plus long que les suivants. Son extrémité proximale s'intercale entre les huitième et neuvième neurapophyses.

La nageoire anale qui occupe une position reculée débute sensiblement en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche dorsal. Elle débute par un ou deux courts rayons en arrière desquels prend place un long rayon articulé non bifurqué dont la longueur égale pratiquement la hauteur du corps mesurée au niveau de sa base. Postérieurement, on dénombre six ou sept lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale est formé de sept ou huit axonostes proximaux (Fig. 9) en forme de baguette allongée sur laquelle prend appui une lamelle osseuse triangulaire étroite. Seuls les quatre ou cinq axonostes antérieurs sont suffi-

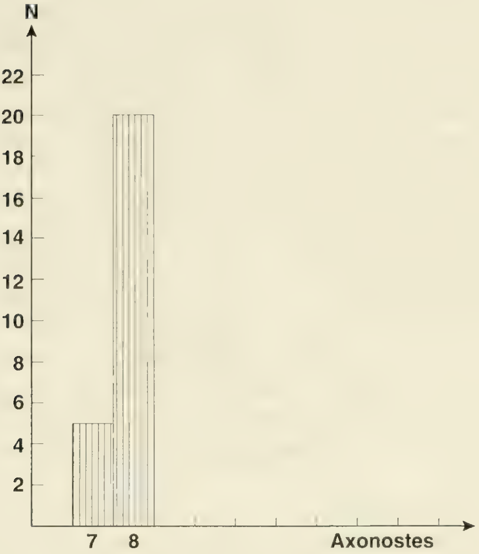


Fig. 9. *Tinca pliocaenica* n. sp. Composition de l'endosquelette de la nageoire anale.

samment longs pour que leur extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des premières neurapophyses.

De la ceinture scapulaire on ne connaît pratiquement que des débris du cleithrum. Les nageoires pectorales sont de taille modérée: l'extrémité distale des plus longs rayons atteint approximativement l'extrémité antérieure des os pelviens. On y dénombre un long rayon articulé et généralement 13 à 15 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués.

Les nageoires pelviennes qui prennent place légèrement en avant de la verticale passant par l'origine de la dorsale et approximativement au milieu de l'espace séparant la base des pectorales de l'origine de l'anale, sont composées d'un rayon très court accolé à un long rayon articulé qui est le plus long de la nageoire. C'est ce rayon qui, chez les mâles, est fortement élargi (Pl. 4, fig. 9), manifestant ainsi un dimorphisme sexuel très marqué. On dénombre enfin huit ou neuf lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont l'extrémité distale des plus longs atteint, chez les femelles, approximativement les 3/4 de la distance séparant leur base de l'origine de l'anale. Il est à noter que les nageoires pelviennes des mâles sont sensiblement plus longues que celles des femelles.

Les nageoires pelviennes sont supportées par des os pelviens allongés, bifides vers l'avant, dont la longueur, chez les femelles, égale approximativement les 2/3 de celle des plus longs lépidotriches pelviens. Outre leur rayon pelvien élargi, les mâles diffèrent également des femelles par leurs os pelviens considérablement plus développés.

Ecailles. – Comme le montre le spécimen SMF P.5445 conservé dans les collections paléontologiques du Senckenberg-Museum de Francfort sur le Main, les écailles, relativement grandes, sont de forme ovale. Leur surface est ornée de circuli concentriques dont la densité est seulement d'environ 5 ou 6 au millimètre et qui sont recoupés par des radii disposés en éventail sur le champ postérieur.

Rapports et différences. – En raison de la forme échancrée de leur nageoire caudale, les tanches fossiles de Willershausen ont été superficiellement rapportées par WEILER (1933) aux espèces miocènes *Tinca furcata* AGASSIZ et *T. leptosoma* AGASSIZ dont nous avons montré (GAUDANT, 1980) que ces deux noms sont en réalité synonymes. Les tanches de Willershausen diffèrent toutefois de l'espèce *T. furcata* AGASSIZ par leur nageoire caudale qui est seulement échancrée (la longueur de ses lépidotriches axiaux égale environ les 2/3 de celle des plus longs rayons de chaque lobe), alors que la nageoire caudale de *T. furcata* est profondément fourchue (la longueur de ses lépidotriches axiaux n'excède pas la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe). Comme nous l'avons indiqué précédemment (GAUDANT, 1987), une autre différence porte sur la composition de la colonne vertébrale puisque les tanches de Willershausen possèdent en moyenne deux vertèbres de plus que l'espèce *T. furcata* AGASSIZ. En effet, à Willershausen nous avons dénombré 36 à 39 vertèbres (68,75 % des individus possédant 39 vertèbres) alors que ce nombre varie de 35 à 38 chez *T. furcata* AGASSIZ (dont 73,7 % des individus ont seulement 36 ou 37 vertèbres).

Les tanches fossiles de Willershausen occupent ainsi une position intermédiaire entre *T. furcata* AGASSIZ et l'espèce actuelle *T. tinca* (L.) dont la nageoire caudale est faiblement émarginée et dont la colonne vertébrale est un peu plus longue puisqu'elle comporte le plus souvent 39 à 41 vertèbres. En revanche, la possession d'écailles cycloïdes ovales de grande taille rapproche les tanches de Willershausen de l'espèce *T. furcata* AGASSIZ, alors que l'espèce *T. tinca* (L.) se distingue par la possession de petites écailles.

En conséquence, il nous paraît fondé de rapporter les tanches fossiles de Willershausen à une nouvelle espèce que nous proposons de nommer *T. pliocaenica* n. sp.

Remarque. – Il est à noter qu'il subsiste un spécimen (IMGPGö 341–5) rapporté par WEGELE (in schede) à l'espèce *Gobio analis* AGASSIZ. Comme indiqué précédemment par WEILER (1933), ce fossile dont la longueur standard égale environ 100 mm ne diffère pas de l'espèce *T. pliocaenica* n. sp. Sa colonne vertébrale comporte en effet 39 vertèbres parmi lesquelles 19 vertèbres abdominales libres et 16 postabdominales, tandis que l'endosquelette de ses nageoires dorsale et anale est formé respectivement de 9 et de 7 axonostes proximaux. L'aspect caractéristique de son revêtement écailleux vient encore confirmer qu'il s'agit bien d'une tanche fossile.

Genre *Rutilus* RAFINESQUE

Rutilus cf. *rutilus* (L.)

Fig. 10–13; Pl. 5–6

Cette espèce est représentée dans le Pliocène de Willershausen par une série de spécimens dont la longueur standard est comprise entre 70 et un peu plus de 200 mm, comme le montre le spécimen SMNS 51025 dont la contre-empreinte porte le numéro d'inventaire 50950. Ce sont des poissons au corps allongé dont la hauteur maximale est généralement comprise 3 à 4 fois dans la longueur standard, bien que ce rapport s'abaisse à 1/2,5 sur le spécimen IMGPGö 52–20480. La tête est assez grande puisque sa longueur constitue environ le quart de la longueur standard.

La tête. – Caractérisée par son museau pointu, son anatomie demeure très imparfaitement connue en raison d'un état de conservation toujours médiocre (Pl. 5; Pl. 6, fig. 8).

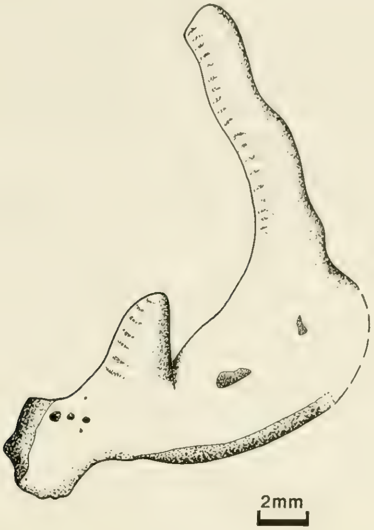


Fig. 10. *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). Os pharyngien droit fossilisé sur le spécimen IMGPGö 52–20480.

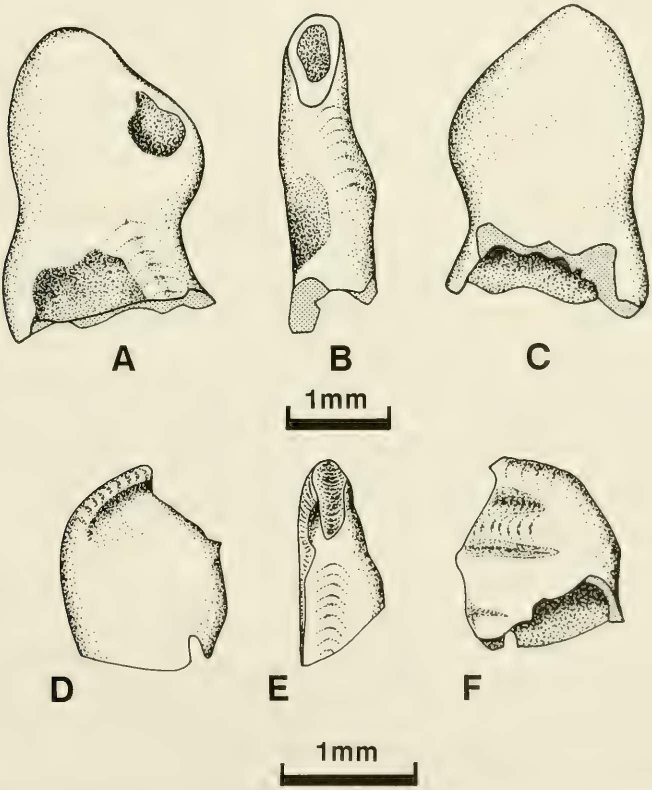


Fig. 11. *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). Dents pharyngiennes prélevées sur les spécimens IMGPGö 52–20480 (A-C) et 52–5765 (D-F).

Un os pharyngien droit est observable sur le spécimen IMGPGö 52–20480 (Fig. 10; Pl. 6, fig. 7). Relativement massif, il est caractérisé par sa branche verticale, plus ou moins rectiligne, qui est pratiquement perpendiculaire à la branche horizontale. Celle-ci porte encore sa dent antérieure de forme conique (notée 5 par Rutte, 1962).

Deux dents pharyngiennes ont été prélevées sur deux spécimens différents. Ainsi, une dent massive, d'assez grande taille (Fig. 11A-C; Pl. 6, fig. 1–3) provient de l'os pharyngien gauche du spécimen IMGPGö 52–20480. Elle est dépourvue de crochet, celui-ci, très réduit, ayant apparemment été abrasé. Il n'existe pas, à proprement parler, d'aréa masticatrice («Kaufläche»), mais plutôt d'une surface d'usure oblique, de forme allongée, au niveau de laquelle l'émail a disparu, qui détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 45°. La base de la dent présente un rétrécissement sensible qui souligne l'épaulement saillant que dessine la couronne postéro-latéralement. Par sa morphologie, cette dent semble avoir occupé une position médiane sur l'os pharyngien (dent notée 3 par Rutte, 1962).

Une dent pharyngienne droite dont seule la partie distale est conservée, a été prélevée sur le spécimen IMGPGö 52–5765 (Fig. 11D-F; Pl. 6, fig. 4–6). Elle se termine par un crochet réduit dont l'extrémité est tronquée (le crochet est souligné par une dépression allongée observable sur les faces antérieure et postérieure de la couronne). Comme dans le cas précédent, une surface d'abrasion est présente. Elle détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 45°. Cette dent paraît avoir occupé une position postérieure sur l'os pharyngien (dent notée 1 par Rutte, 1962).

On notera que les dents pharyngiennes décrites ci-dessus peuvent être rapportées sans hésitation au genre *Rutilus* Rafinesque, mais qu'aucun caractère décisif ne permet de les rapporter avec certitude à l'espèce actuelle *R. rutilus* (L.).

Le corps. – La colonne vertébrale se compose de 41 ou 42 vertèbres (Fig. 12) parmi lesquelles on dénombre 19 ou 20 vertèbres abdominales libres, faisant suite aux vertèbres modifiées pour constituer l'appareil de Weber, et 18 vertèbres postabdominales. Les côtes pleurales, longues et robustes, sont au nombre de 16 ou 17 paires. A l'exception des plus postérieures, leur extrémité distale atteint le bord ventral de la cavité abdominale. Les epineuralia et les epipleuralia sont bien visibles dans la région postabdominales du spécimen IMGPGö 52–31195a.

La nageoire caudale est bien développée: sa longueur égale approximativement le quart de la longueur standard. Elle est profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux égale la moitié de celle des plus longs lépidotriches de chaque lobe. Elle se compose de 19 rayons principaux dont 17 à la fois articulés et bifurqués en avant desquels prennent place, dorsalement et ventralement, 7 ou 8 rayons marginaux plus courts.

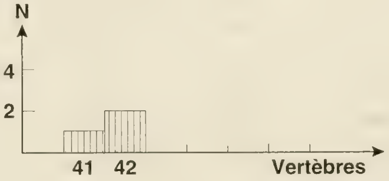


Fig. 12. *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). Nombre total de vertèbres.

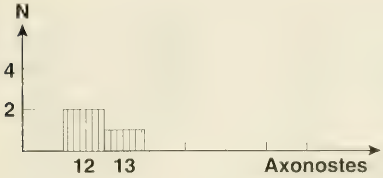


Fig. 13. *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). Composition de l'endosquelette de la nageoire anale.

Le squelette caudal axial se compose de quatre éléments dont les neurapophyses et les hémapophyses allongées ou plus ou moins profondément modifiées concourent au soutien de la nageoire caudale. Postérieurement, le complexe uro-terminal supporte le parhypural, long et relativement étroit et les cinq hypuraux. Il est prolongé vers l'arrière par le pleurostyle (uroneural), sensiblement redressé, qui détermine avec l'axe longitudinal de la colonne vertébrale un angle d'environ 150°. Dorsalement, le complexe uro-terminal est surmonté par un arc neural réduit en arrière duquel prend place un épural bien développé. Plus en avant se situent trois centra préuraux libres qui supportent des neurapophyses et des hémapophyses très allongées (exception faite de l'hémapophyse portée par le troisième centrum préural libre) qui soutiennent les rayons antérieurs de chaque lobe de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale est insérée un peu en arrière du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux. Elle débute généralement par deux rayons courts en arrière desquels prend place un long rayon articulé non bifurqué qui est le plus long de la nageoire. Sa longueur excède légèrement la moitié de la hauteur maximale du corps. En arrière prennent place 9 ou 10 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale est constitué de 12 axonostes proximaux. Seuls les trois axonostes proximaux antérieurs sont suffisamment longs pour que leur extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des neurapophyses correspondantes. La longueur des axonostes proximaux suivants diminue progressivement vers l'arrière.

La nageoire anale occupe une position reculée puisqu'elle débute nettement en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche dorsal. Elle débute généralement par 2 rayons courts derrière lesquels prend place le plus long rayon de la nageoire dont la longueur excède sensiblement la moitié de la hauteur du corps mesurée au niveau de sa base. En arrière, on dénombre 11 ou 12 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale est formé de 12 ou 13 axonostes proximaux (Fig. 13). Leur longueur diminuant progressivement vers l'arrière, seuls les 5 ou 6 premiers s'intercalent entre les premières hémapophyses.

Les nageoires pectorales sont de taille modérée comme le montre le spécimen IMGPGö 52–20480a (Pl. 6, fig. 8). Leur composition n'a pas pu être précisée. De même l'anatomie de la ceinture scapulaire demeure pratiquement inconnue.

Les nageoires pelviennes sont insérées légèrement en avant de la verticale passant par l'origine de la dorsale et approximativement au milieu de l'espace séparant la base des pectorales de l'origine de l'anale. De taille modérée, leur longueur excède les 2/3 de la distance pelvo-anale. Elles sont formées de 8 ou 9 rayons dont 7 ou 8 à la fois articulés et bifurqués, comme le montre le spécimen SMNS 51025.

Les nageoires pelviennes sont soutenues par des os pelviens triangulaires allongés, bifides vers l'avant, dont la longueur égale approximativement la moitié de la longueur des pelviennes.

Le corps est couvert d'écailles cycloïdes dont la surface externe est ornée de circuli et de radii. Ceux-ci sont bien développés sur leur champ postérieur où ils sont fréquemment au nombre de 5 à 7. Des radii sont également présents sur le champ antérieur. La densité des circuli est d'une trentaine au millimètre. On peut estimer à une quarantaine le nombre d'écailles constituant la ligne latérale qui occupe une position basse sur le flanc, comme le montre le spécimen IMGPGö 20480a (Pl. 6, fig. 8) où elle s'abaisse jusqu'au milieu de l'espace séparant la colonne vertébrale du bord ventral de l'animal.

Rapports et différences. – Par l'ensemble de leurs caractères et notamment par la morphologie de leurs dents pharyngiennes, les poissons décrits précédemment peuvent être rapportés sans hésitation au genre *Rutilus* RAFINESQUE. Une légère incertitude subsiste cependant quant à leur appartenance à l'espèce actuelle *R. rutilus* (L.), faute d'avoir pu observer des dents pharyngiennes dont l'aréa masticatrice («Kaufläche») est délimitée antérieurement par une rangée de tubercules coniques, comme c'est souvent le cas sur l'une ou l'autre des deux dents pharyngiennes postérieures des gardons actuels. C'est pourquoi il nous a semblé préférable de désigner les gardons fossiles de Willershausen comme *Rutilus* cf. *rutilus* (L.). On notera que, pour sa part, WEGELE (1914) considérait que les gardons fossiles de Willershausen appartiennent à une variété distincte.

Genre *Scardinius* BONAPARTE

Scardinius erythrophthalmus (L.)

Fig. 14–17; Pl. 7–8

Cette espèce est assez rare dans le Pliocène de Willershausen où nous en avons seulement observé cinq individus de taille homogène puisque leur longueur standard s'échelonne entre 118 et 130 mm. Ces poissons sont caractérisés par leur corps allongé dont la hauteur maximale est comprise un peu moins de quatre fois dans la longueur standard. La tête, assez petite, constitue moins du quart de la longueur standard. La nageoire caudale, fourchue, est relativement grande: sa longueur est comprise quatre fois ou un peu moins de quatre fois dans la longueur standard.

La tête. – Bien qu'elle soit généralement médiocrement conservée, il est possible d'en donner une description sommaire en se fondant sur les spécimens SMNS 50955 et 51019, et le spécimen 5 Diem, provenant de la collection Fuhrmann conservée à Clausthal-Zellerfeld. On notera ainsi que l'orbite est assez grande, son diamètre horizontal égalant approximativement le tiers de la longueur de la tête. La cavité buccale, oblique, est de taille modérée, l'articulation de la mandibule avec le crâne se situant au-dessous de la moitié antérieure de l'orbite. Le toit crânien est partiellement observable sur le spécimen SMNS 59658. On y remarque le grand développement pris par les frontaux, à la fois longs et relativement larges, en arrière desquels les pariétaux paraissent avoir été pratiquement carrés. Comme le montre le spécimen de la collection Fuhrmann, le préopercule possède une branche horizontale assez développée dont la longueur est un peu inférieure à celle de la branche verticale.

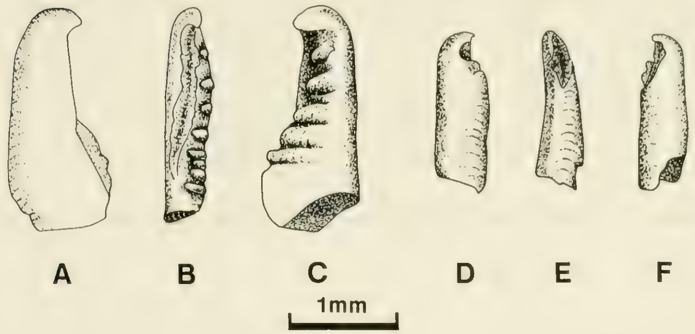


Fig. 14. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Dents pharyngiennes prélevées sur le spécimen SMNS 50956.
A-C: dent pharyngienne droite provenant de la rangée principale.
D-F: dent pharyngienne gauche provenant de la rangée latérale.

L'opercule n'est qu'incomplètement connu, seule sa région antérieure étant assez bien conservée.

Les dents pharyngiennes paraissent avoir été disposées sur deux rangées comme le montre le spécimen SMNS 50955. Deux dents pharyngiennes plus ou moins complètes ont été prélevées sur le spécimen SMNS 50956. Elles sont du type en crochet («Hakenzahn»).

La plus grande (Fig.14 A-C; Pl. 8, fig. 1–3) est caractérisée par la possession d'une aréa masticatrice («Kaufläche») longue et étroite, délimitée du côté antérieur par une arête principale formée d'un alignement de six gros tubercules qui, pour la plupart, se prolongent en côtes allongées transversalement sur la face antérieure de la couronne. En outre, un tubercule prend place sous l'extrémité proximale de l'aréa masticatrice. Postérieurement, l'aréa masticatrice qui détermine un angle d'environ 15° avec l'axe de la couronne, est délimitée par une crête peu marquée. La face postérieure de la couronne paraît relativement aplatie. Compte tenu de sa morphologie, cette dent devait occuper une position postérieure dans la rangée principale portée par l'os pharyngien gauche: elle peut être notée 1 ou 2 par RUTTE (1962).

Une dent sensiblement plus petite (Fig. 14 D-F; Pl. 8, fig. 4–6) a une forme cylindro-conique. Elle est terminée distalement par un crochet saillant et recourbé sous lequel prend place une aréa masticatrice relativement courte qui forme avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'une vingtaine de degrés. L'aréa masticatrice est délimitée vers l'avant par une simple crête. D'après sa taille réduite et sa morphologie, cette dent paraît provenir de la rangée latérale d'un os pharyngien gauche.

Les dents pharyngiennes fragmentaires prélevées sur le spécimen SMNS 50956, proviennent toutes deux de la rangée principale portée par l'os pharyngien gauche. L'une d'elles dont l'aréa masticatrice, relativement courte, forme un angle d'environ 35° avec l'axe longitudinal de la couronne paraît avoir occupé une position relativement antérieure sur l'os pharyngien (il pourrait s'agir d'une dent notée 4 par RUTTE, 1962).

Un lapillus a été observé sur le spécimen SMNS 51019. Biconvexe, de contour ovale, il possède un profil caractérisé par une partie antérieure aplatie en arrière de laquelle prend place une région très fortement bombée.

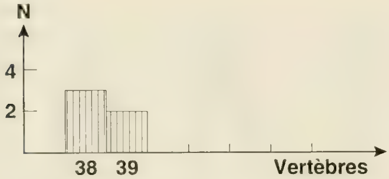


Fig. 15. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Nombre total de vertèbres.

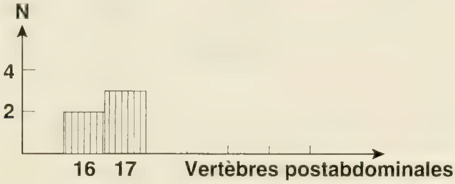


Fig. 16. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Nombre de vertèbres postabdominales.

Le corps. – La colonne vertébrale est composée de 38 ou 39 vertèbres (Fig. 15) parmi lesquelles on dénombre 17 à 19 vertèbres abdominales libres faisant suite à l'appareil de Weber et 16 ou 17 vertèbres postabdominales (Fig. 16). Les centra vertébraux sont tous sensiblement allongés, notamment ceux constituant la région postabdominale. Ils supportent des neurapophyses et, dans la région postabdominale, des hémapophyses de taille modérée dont l'extrémité distale prend place approximativement à la moitié de la distance séparant les régions dorsale et ventrale des centra, respectivement des bords dorsal et ventral du corps. Les neurapophyses abdominales sont toutefois plus longues puisque leur extrémité distale prend place aux 2/3 de la distance séparant la région dorsale des centra du bord dorsal du corps.

Les côtes pleurales, au nombre d'environ 16 paires, sont longues et relativement robustes. A l'exception des plus postérieures qui sont plus courtes, leur extrémité distale atteint le bord ventral de la cavité abdominale.

Des epineuralia sont présents tout le long de la colonne vertébrale comme le montre le spécimen 5 Diem de la collection Fuhrmann. Sur ce même spécimen des epipleuralia sont également présents dans la région postabdominale.

La nageoire caudale est profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux excède à peine la moitié de la longueur des plus longs rayons de chaque lobe. On y dénombre 19 rayons principaux dont 17 sont à la fois articulés et bifurqués. Dorsalement et ventralement, respectivement 6 ou 7 et 5 à 7 rayons prennent place en avant du rayon principal non bifurqué de chaque lobe.

Comme le montre le spécimen 5 Diem de la collection Fuhrmann, le squelette caudal axial est formé de trois éléments dont les neurapophyses et hémapophyses allongées et plus ou moins modifiées concourent au soutien de la nageoire caudale. Postérieurement prend place le complexe uro-terminal qui supporte ventralement le parhypural et cinq hypuraux. Le parhypural, long et étroit, est surmonté par les deux premiers hypuraux. Trois hypuraux soutiennent le lobe dorsal de la caudale. Le complexe uro-terminal est prolongé postérieurement par le pleurostyle (uroneural), qui occupe une position oblique (il détermine avec l'axe longitudinal de la colonne vertébrale un angle d'environ 150°). Il est surmonté par un épural unique qui prend

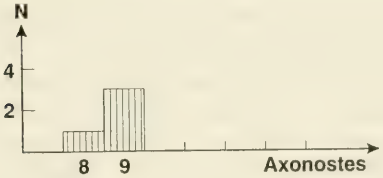


Fig. 17. *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Composition de l'endosquelette de la nageoire dorsale.

place en arrière de l'arc neural réduit par le complexe uro-terminal. Les deux centra préuraux libres portent des neurapophyses et hémapophyses très longues qui concourent au soutien des premiers rayons de chaque lobe.

La nageoire dorsale est insérée légèrement en arrière du milieu de la longueur du corps, mesurée de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux. Elle débute par un ou deux rayons courts auxquels fait suite un long rayon articulé non bifurqué qui est le plus long de la nageoire. Sa longueur n'atteint pas les 2/3 de la hauteur maximale du corps. En arrière prennent place 7 ou 8 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. Son endosquelette se compose de 8 ou 9 axonostes proximaux (Fig. 17). Les axonostes proximaux antérieurs sont suffisamment longs pour que leur extrémité proximale s'intercale entre les neurapophyses correspondantes. La longueur des axonostes suivants diminue progressivement vers l'arrière.

La nageoire anale occupe une position reculée puisque son origine se situe un peu en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche dorsal. Elle débute par un court rayon en arrière duquel prend place le plus long rayon de la nageoire dont la longueur n'égale pas les 2/3 de la hauteur du corps mesurée au niveau de sa base. Postérieurement, on dénombre 10 ou 11 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. Son endosquelette est formé de 11 axonostes proximaux. Les deux axonostes antérieurs sont longs: leur extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des hémapophyses correspondantes. La longueur des axonostes suivants diminue progressivement vers l'arrière.

De la ceinture scapulaire ne subsiste que le cleithrum dont la branche verticale est partiellement visible sur le spécimen SMNS 51019. Les nageoires pectorales, de taille moyenne, se composent d'une quinzaine de rayons. La longueur de leurs plus longs rayons égale approximativement les 4/5 de la distance séparant leur base de celle des pelviennes.

Les nageoires pelviennes sont insérées un peu plus près de l'origine de l'anale que de la base des pectorales. Comme le montre le spécimen SMNS 59664, elles sont formées d'un long rayon externe articulé et non bifurqué et de six lépidotriches à la fois articulés et bifurqués. La longueur de leurs plus longs rayons égale approximativement les 2/3 de la distance séparant leur base de l'origine de l'anale. Les nageoires pelviennes sont supportées par des os pelviens allongés bifides vers l'avant dont la longueur excède quelque peu la moitié de la longueur des plus longs rayons pelviens.

Les écailles, de type cycloïde, sont relativement fines. Comme le montre le spécimen SMNS 50953 a+b, on en dénombre environ 40 dans la ligne latérale qui occupe une position relativement basse sur le flanc. La surface des écailles est orné de circuli concentriques dont la densité est d'environ 15 à 32 au millimètre. Des radii sont également visibles sur leur champ postérieur.

Rapports et différences. – Par leurs caractères méristiques, les rotengles fossiles de Willershausen décrits précédemment ne peuvent pas être distingués des rotengles actuels. Il en est de même pour les dents pharyngiennes qu'il nous a été possible d'examiner. C'est pourquoi il nous a paru justifier de rapporter les rotengles fossiles de Willershausen à l'espèce actuelle *Scardinius erythrophthalmus* (L.). On notera que leurs dents pharyngiennes sont en tous points semblables à celles de l'espèce actuelle *S. erythrophthalmus* (L.) et à celles figurées par Obrhelová (1970) comme *Scardinius ?erythrophthalmus* (L.) dans le Villafranchien de Hajnáčka (Slovaquie).

Famille Siluridae

Genre *Silurus* L. (?)

Silurus (?) sp.

Pl. 9

Weiler (1956) signala pour la première fois la présence d'un Siluridae dans le Pliocène de Willershausen. Il crut devoir considérer ce fossile comme l'holotype de l'espèce-type d'un genre nouveau: *Pliosilurus primus* Weiler, caractérisé par l'absence de nageoire dorsale et par la possession d'une nageoire anale nettement plus haute que celle des espèces actuelles du genre *Silurus* L. Nous avons réexaminé ce spécimen juvénile fossilisé en double empreinte (IMGPGö 512–1 et 52–4836) afin de tenter d'apporter quelques précisions à la description originale de ce poisson.

Le mode de conservation de ce fossile ne permet pas de compléter la description anatomique de la tête qui est écrasée dorso-ventralement, de sorte qu'on observe sur l'une des pièces une mauvaise empreinte du toit crânien tandis que l'autre montre la région ventrale de la tête. De part et d'autre de celle-ci, les deux nageoires pectorales composées d'une forte épine faiblement cannelée longitudinalement et de 12 (plutôt que 11) lépidotriches articulés et bifurqués. L'un des longs barbillons portés par la lèvre supérieure est également visible au-dessous de la tête.

La région abdominale est principalement occupée par l'empreinte d'un nodule. Elle est de plus affectée d'une forte torsion d'environ 90° due au fait que la tête est écrasée dorso-ventralement alors que la région postabdominale est fossilisée latéralement. Dans ces conditions, il est difficile de se prononcer, comme l'a fait Weiler (1956), sur l'absence de nageoire dorsale qui ne nous paraît pas devoir être retenue comme caractère distinctif car cette torsion a eu pour conséquence de déplacer la base de la dorsale et de l'amener probablement au niveau de l'empreinte du nodule. Le même phénomène de torsion eut également pour conséquence d'entraîner un déplacement relatif des pelviennes qui furent ensuite détruites par le développement du nodule.

La nageoire anale qui débute par deux courts rayons non bifurqués semble à première vue caractérisée, comme l'a souligné Weiler (1956), par la grande longueur de ses rayons antérieurs. Cette longueur remarquable paraît cependant résulter du mouvement de rotation subi par le corps du poisson pendant sa fossilisation, comme l'indique le fait que l'extrémité distale des lépidotriches anaux n'est pas fossilisée sur le même plan que leur région basale.

Rapports et différences. – Compte tenu des remarques précédentes, il paraît difficile de distinguer valablement l'unique spécimen de silure fossile découvert à Willershausen du genre actuel *Silurus* L. auxquels nous proposons de le rapporter sous réserve. Toutefois, les nombreuses incertitudes qui subsistent à son sujet, notamment en ce qui concerne ses caractères méristiques, commande de réserver sa détermination spécifique et de le désigner comme *Silurus* (?) sp.

Famille Percidae

Genre *Perca* L.

Perca fossilis n. sp.

Fig. 18–24; Pl. 10

Holotype: Spécimen IMGPGö 991–1.
Gisement-type: Ancienne carrière de Willershausen am Harz (banc carbonaté fossilifère).
Age: Pliocène supérieur (biozone mammalienne MN 15).

Diagnose. – Perches qui diffèrent de l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. par leur sagitta possédant un rostrum relativement massif dont l'extrémité antérieure est arrondie, par la composition de la nageoire dorsale postérieure qui comporte 11 à 13 lépidotriches – alors que *Perca fluviatilis* L. en possède généralement 13 à 16 –, et enfin par la taille plus réduite de leurs écailles dont le nombre peut être estimé à environ 65 à 80 le long de la ligne latérale, alors qu'il est de 60 à 70 chez *Perca fluviatilis* L.

Dans son étude de l'ichthyofaune pliocène de Willershausen, Weiler (1933) avait cru pouvoir distinguer dans ce gisement deux espèces de Percidae: l'espèce eurasiatique actuelle *P. fluviatilis* L. et une espèce nouvelle qu'il nomma *Perca elongata*, sans savoir que ce nom avait déjà été utilisé par E. Geoffroy Saint-Hilaire dans la ‚Description de l'Egypte' (1809, pl. 19, fig. 1) pour désigner un poisson du Nil dont Boulenger (1907) a montré qu'il s'agit d'un représentant de l'espèce *Dicentrarchus* (=*Morone*) *labrax* (L.). Il est à noter que si l'holotype de l'espèce *Perca «elongata»* Weiler est aujourd'hui introuvable, une pièce inventoriée IMGPGö 991–2 est considérée (à tort) comme sa contre-empreinte. Il s'agit en réalité d'un squelette composite habilement reconstitué, qui n'a rien à voir avec le spécimen représenté par Weiler (1933, Pl. 2, fig. 1).

Forme du corps. – Cette espèce qui atteint parfois une grande taille (le spécimen SMNS 51022 avait une longueur standard proche de 285 mm), possède un corps fusiforme, plus ou moins élancé selon les individus considérés puisque sa hauteur peut être comprise de trois à plus de cinq fois dans la longueur standard, ce qui permet de comprendre que Weiler (1933), qui n'avait examiné qu'un faible nombre de spécimens, ait cru pouvoir distinguer deux espèces au sein de cette population. En réalité, comme le montre le diagramme qui traduit l'évolution du rapport entre la hauteur maximale du corps et la longueur standard (Fig. 18), ce critère ne permet pas de distinguer deux populations distinctes parmi les perches fossiles de Willershausen. La tête est relativement grande: sa longueur constitue le plus souvent un peu moins du tiers de la longueur standard. La nageoire caudale, fourchue, a une longueur qui est comprise environ 5fois dans la longueur standard.

La tête. – Bien que son état de conservation ne permette pas d'en donner une de-

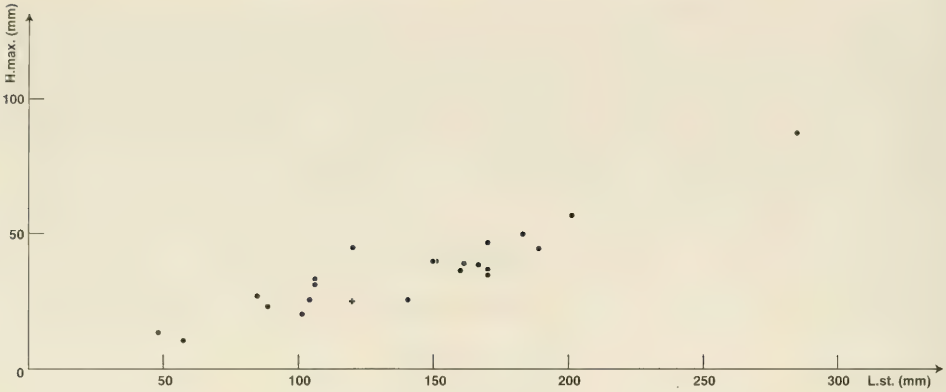


Fig. 18. *Perca fossilis* n. sp. Evolution de la hauteur maximale du corps en fonction de la longueur standard.
L'holotype de *Perca «elongata»* WEILER est représenté par une croix (+).

scription détaillée, les caractères ostéologiques qu'il est possible d'y observer ne diffèrent en rien de ceux de l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. De forme relativement massive, la tête est caractérisée par son orbite assez grande dont le diamètre horizontal égale environ le tiers de sa longueur. Du toit crânien, on distingue les frontaux très longs en arrière desquels prend place la crête occipitale saillante dont l'arête dorsale est pratiquement située dans le prolongement de la ligne des frontaux. Une fosse temporale est visible sur le spécimen IMGPGö 991–1 (WEILER, 1933, Pl. 1, fig. 1). La cavité buccale est longue, l'articulation de la mandibule avec le crâne prenant place au-dessous de la moitié postérieure de l'orbite. Le dentaire, robuste, possède un bord oral rectiligne; son processus oral est garni de nombreuses petites dents villiformes disposées en plusieurs rangées. Le bord oral de la mâchoire supérieure est constitué par le processus oral du prémaxillaire qui, comme celui du dentaire, porte de nombreuses petites dents villiformes.

La région operculaire est bien conservée sur le spécimen IMGPGö 52–30870 conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen (Fig. 19; Pl. 10, fig. 4), où l'on peut notamment observer l'opercule prolongé postérieurement par une épine unique. Son bord postéro-ventral, contre lequel vient s'accoler le sousopercule, détermine un angle d'environ 50° avec son bord antérieur. Le sousopercule, en forme de triangle très étiré vers l'arrière, se termine postérieurement par quelques épines. La majeure partie du bord ventral de l'interopercule est orné d'une série de petites épines. Le préopercule est caractérisé par le grand développement de sa branche verticale dont la longueur atteint une fois et demie celle de la branche inférieure. Le bord postérieur de sa branche verticale est orné d'une série de petites épines dirigées vers l'arrière, les plus inférieures ayant cependant tendance à s'incliner légèrement vers le bas. Le bord ventral de sa branche inférieure porte en revanche 7 ou 8 épines assez fortes dirigées à la fois vers le bas et de plus en plus nettement vers l'avant lorsqu'on se rapproche de son extrémité antérieure.

Une otolithe est fossilisée in situ sur le spécimen SMNS 59655. De forme ovoïde, sa hauteur égale approximativement la moitié de sa longueur (Fig. 20; Pl. 10, fig. 2).

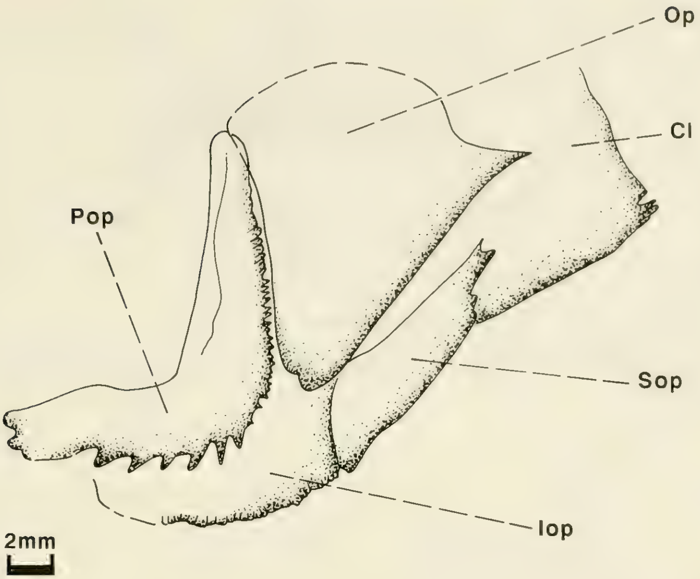


Fig. 19. *Perca fossilis* nov. sp. Région operculaire du spécimen IMGPGö 52–30870. Cl: cleithrum; Iop: interopercule; Op: opercule; Pop: préopercule; Sop: sous-opercule.

Elle est principalement caractérisée par la forme émoussée de son rostrum dont l'extrémité antérieure est régulièrement arrondie. Son bord ventral, faiblement convexe, est pratiquement linéaire. Au contraire, le bord dorsal de l'otolithe est très fortement accidenté par une série de 7 tubercules saillants séparés les uns des autres par des dépressions plus ou moins marquées. Le sulcus, pratiquement rectiligne est divisé en un ostium assez large, de forme subtriangulaire, et une cauda assez peu profonde bien délimitée, à la fois dorsalement et ventralement, par des crista nettement marquées et circonscrite postérieurement par un contour arrondi. Une aréa peu déprimée prend place sur le champ dorsal. Le champ ventral est, au contraire, faiblement convexe.

Le corps. – La colonne vertébrale se compose généralement d'une quarantaine de vertèbres dont 19 à 22 postabdominales (Fig. 21), le nombre de vertèbres abdominales étant le plus souvent compris entre 20 et 22. Les centra vertébraux, relativement courts par rapport à leur hauteur dans la région abdominale, tendent à s'allonger progressivement vers l'arrière. Ils supportent des neurapophyses et, dans la région postabdominale, des hémapophyses dont l'extrémité distale prend approximativement place aux 2/3 de la distance séparant les parties dorsale et ventrale des centra, respectivement des bords dorsal et ventral du corps.

Les côtes pleurales, au nombre de 14 ou 15 paires, sont assez fortes ; leur longueur représente près des 2/3 de la hauteur de la cavité abdominale.

La nageoire caudale est assez profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux excède à peine la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe. On y dénombre 17 lépidotriches principaux, dont 15 sont à la fois articulés et bifurqués, en avant desquels prennent place, dorsalement et ventralement 7 ou 8 rayons marginaux.

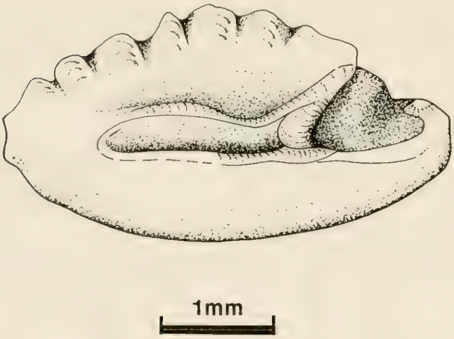


Fig. 20. *Perca fossilis* n. sp. Otolithe fossilisée in situ sur le spécimen SMNS 59655.

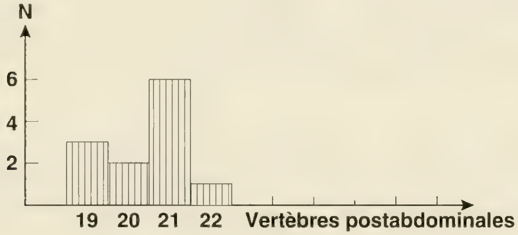


Fig. 21. *Perca fossilis* n. sp. Nombre de vertèbres postabdominales.

Le squelette caudal axial est composé de cinq éléments qui, par leurs neurapophyses et hémapophyses allongées ou plus ou moins profondément modifiées, concourent au soutien de la nageoire caudale. On y reconnaît postérieurement le complexe uro-terminal qui est prolongé vers l'arrière par l'uroneural (pleurostyle), lequel détermine un angle d'environ 145° avec l'axe de la colonne vertébrale. Le complexe uro-terminal supporte ventralement le parhypural et les quatre hypuraux. Dorsalement prennent place trois épuraux qui surmontent les arcs neuraux réduits portés par les deux centra préuraux postérieurs. Le centrum préural situé juste devant ceux-ci supporte une neurapophyse et une hémapophyse très longues. La neurapophyse portée par le centrum préural le plus antérieur est également très développée.

La nageoire dorsale est divisée en deux parties séparées par un bref diastème. La nageoire dorsale antérieure comporte 13 à 15 épines (Fig. 22) relativement grêles dont la taille s'accroît progressivement jusqu'à la cinquième, la longueur de celle-ci égalant environ la moitié de la hauteur maximale du corps. La longueur des épines suivantes demeure approximativement constante, avant de diminuer, d'abord faiblement, puis plus rapidement vers l'arrière. La seconde partie de la nageoire dorsale se compose d'une épine relativement courte et de 11 à 13 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués (Fig. 23) dont la longueur ne semble pas avoir été supérieure à celle des plus longues épines de la partie antérieure de la nageoire.

L'endosquelette de la nageoire dorsale est composé de 27 axonostes proximaux. Quatorze d'entre eux supportent la nageoire dorsale épineuse, les treize autres assurant le soutien de la partie molle de la nageoire. Nettement en avant du premier axonoste proximal de la dorsale antérieure s'observe un prédorsal unique allongé, carac-

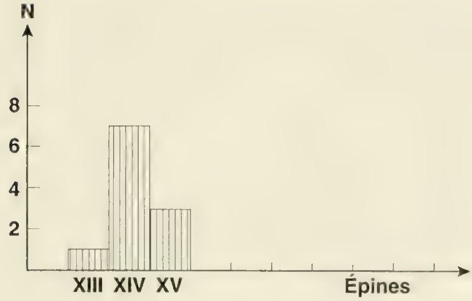


Fig. 22. *Perca fossilis* n. sp. Composition de la nageoire dorsale antérieure.

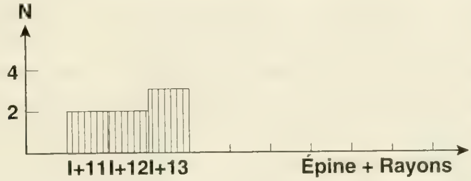


Fig. 23. *Perca fossilis* n. sp. Composition de la nageoire dorsale postérieure.

térisé par son extrémité distale élargie, et dont l'extrémité proximale prend place en avant de la neurapophyse portée par le premier centrum vertébral. La formule de Smith et Bailey (1961) s'écrit 0–1-.

La nageoire anale est pratiquement opposée à la partie postérieure de la dorsale mais débute toutefois assez nettement en arrière de la verticale passant par l'origine de celle-ci. Elle débute par deux épines relativement grêles – la seconde étant un peu plus longue que l'épine antérieure –, en arrière desquelles prennent place 7 à 9 lépidotriches articulés et bifurqués (Fig. 24) dont la longueur, initialement un peu supérieure à celle des épines, diminue ensuite progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de l'anale débute par un long axonoste assez robuste qui s'accole à la partie distale de l'hémapophyse antérieure pour constituer le complexe hémaxanal. En arrière prennent généralement place 9 axonostes proximaux dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière, si bien que seule l'extrémité proximale des axonostes proximaux antérieurs s'intercale entre les extrémités distales des hémapophyses correspondantes.

De la ceinture scapulaire, on connaît principalement le cleithrum, caractérisé par sa branche ventrale très longue et dont l'angle postéro-ventral est orné d'une série de petites épines dont le nombre semble varier de 3 à 7 selon les individus. Des épines semblables sont également présentes sur le bord postérieur du posttemporal.

Les nageoires pectorales semblent avoir comporté au moins une douzaine de lépidotriches dont la longueur des plus développés égalait approximativement la moitié de celle de la tête.

Les nageoires pelviennes, situées en position thoracique, débutent cependant sensiblement en arrière de la verticale passant par la base des pectorales. Elles se composent d'une épine relativement grêle et de 5 lépidotriches articulés et bifurqués dont la longueur égale environ une fois et demie celle de l'épine. Les os pelviens longs et relativement étroits s'articulent avec la branche ventrale du cleithrum. Le spécimen

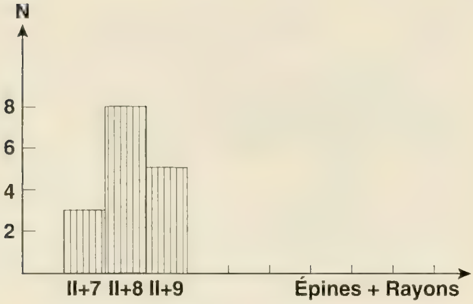


Fig. 24. *Perca fossilis* n. sp. Composition de la nageoire anale.

IMGPGö 52–19349 permet d'observer le grand développement du processus postpelvien dont la longueur égale environ 1/5 de celle des os pelviens.

Les écailles, cténoïdes, sont relativement petites. Comme le montre le spécimen IMGPGö 52–21696, leur surface montre quelques circuli concentriques, tandis que leur champ postérieur porte une série de radii disposés en éventail, qui se terminent en spinules (Pl. 10, fig. 3). Dans la région abdominale, la ligne latérale occupe une position élevée, sensiblement au-dessus de la colonne vertébrale. Le nombre d'écailles composant la ligne latérale paraît avoir généralement varié entre 65 à 80. On notera que ce nombre, estimé sur les spécimen IMGPGö 991–1 et 52–30870, est légèrement supérieur à celui observé chez les représentants actuels de l'espèce *Perca fluviatilis* L. dont la ligne latérale comporte le plus souvent 60 à 70 écailles.

Rapports et différences. – Dans ses grandes lignes, la population de perches fossiles récoltée dans le Pliocène de Willershausen présente de grandes similitudes avec l'espèce actuelle *Perca fluviatilis* L. Toutefois, comme nous l'avons noté précédemment (Gaudant, 1987), certaines différences justifient leur attribution à une espèce distincte. C'est notamment le cas de de l'otolithe qui diffère légèrement de celle de l'espèce actuelle *P. fluviatilis* L. par la forme plus massive de son rostrum dont l'extrémité antérieure est arrondie.C'est pourquoi nous proposons ici de désigner désormais les perches fossiles de Willershausen sous le nom de *Perca fossilis* n. sp. afin de rendre hommage à Wegele (1914) qui les avait désignées comme *Perca fluviatilis* L. *fossilis* nov. var. Toutefois, faute d'avoir explicité la distinction qu'il avait cru devoir établir, *fossilis* Wegele a le statut de nomen nudum.

3. Conclusion

La révision de l'ichthyofaune du Pliocène supérieur de Willershausen a permis de préciser sa composition en signalant pour la première fois la présence d'un brochet: *Esox* cf. *lucius* L. dans l'argile claire, et de carassins: *Carassius* cf. *carassius* (L.) et de rotengles: *Scardinius erythrophtalmus* (L.) dans le banc carbonaté fossilifère.

On soulignera que cette ichthyofaune comprend, outre plusieurs espèces actuelles: *Rutilus* cf. *rutilus* (L.) (var. *fossilis* selon Wegele, 1914), *Scardinius erythrophthalmus* (L.), des espèces qui leur sont très étroitement apparentées: *Carassius* cf. *carassius* (L.) et *Perca fossilis* nov. sp. En revanche, les tanches de Willershausen appartiennent indubitablement à une espèce distincte dont les caractères sont intermédiaires entre ceux des espèces miocènes *T. furcata* Agassiz et *T. micropygoptera* Agassiz et ceux de l'espèce actuelle *T. tinca* (L.). Nous rappellerons enfin, pour mémoire, la présence à Willershausen d'un spécimen juvénile de Siluridae désigné ici comme *Silurus*(?) sp.

Cette ichthyofaune, composée d'un Esocidae, de quatre espèces de Cyprinidae, d'un Siluridae et d'un Percidae, présente donc un cachet fondamentalement dulcaquicole que confirme encore la présence dans le gisement d'un Anoure : *Rana strausi* Špinar (Špinar, 1980), d'un Urodèle: *Andrias* Tschudi (Westphal, 1967) et d'une Tortue alligator: *Chelydropsis* Młynarski, un genre fossile étroitement apparenté à *Chelydra* Schweigger. Cette interprétation est confirmée par l'absence de l'espèce euryhaline *Gasterosteus aculeatus* L. qui est par ailleurs présente dans le Tiglien de Tegelen (Pays-Bas) (Gaudant, 1979).

Au sein de cette ichthyofaune, nous avons tenté d'estimer l'abondance relative de chaque espèce présente dans le banc carbonaté fossilifère – ce qui a pour conséquence d'exclure *Esox* cf. *lucius* L. –, en nous fondant sur un échantillon comportant 82 spécimens qu'il nous a été possible de déterminer. Il est ainsi apparu que deux espèces sont largement dominantes: *Tinca pliocaenica* n. sp. représentée par 35 individus (soit 42,7 % de l'ichthyofaune) et *Perca fossilis* n. sp. avec 34 spécimens (41,5 %). *Rutilus* cf. *rutilus* (L.) et *Scardinius erythrophtalmus* (L.) ne sont connues chacune que par cinq individus (6,1 %) alors que seuls deux alevins de *Carassius* cf. *carassius* (L.) ont été récoltés (soit 2,4 %). Enfin, le genre *Silurus* L. n'est représenté que par un seul individu juvénile.

On notera tout d'abord que dans l'ichthyofaune provenant du banc carbonaté figure un nombre non négligeable d'alevins et d'individus juvéniles. C'est ainsi que nous avons observé quatre tanches: *Tinca pliocaenica* n. sp. dont la longueur standard égale 25, 45, 62,5 et 66 mm. De même deux perches: *Perca fossilis* n. sp. mesurent respectivement 16 et 48 mm. Les deux carassins: *Carassius* cf. *carassius* (L.) ont une longueur de 21 et d'environ 26,5 mm (cette valeur étant estimée à partir d'un individu incomplet). Enfin, l'unique silure devait mesurer environ 100 mm, ce qui correspond à un spécimen juvénile. La coexistence dans le gisement d'alevins et d'individus adultes, fossilisés sous forme de squelettes en connexion, indique que ces poissons ont vécu et se sont reproduits sur place, dans le lac de Willershausen. Or, parmi les espèces énumérées précédemment, plusieurs possèdent un mode de vie benthique. C'est le cas des tanches dont les représentants actuels vivent sur les fonds vaseux ou herbeux des lacs et des étangs. Il en est de même pour les carassins et pour les silures, ce qui nous conduit à penser que le fond du lac était baigné par de l'eau douce, rendant possible, au moins à sa périphérie, le développement d'une végétation sommerse à *Potamogeton*, *Myriophyllum*, etc.

Cette interprétation doit cependant être modulée pour tenir compte des observations obtenues par Krasske (1932) qui, dans son étude de la flore diatomitique de la «couche marneuse» (c'est-à-dire du banc carbonaté fossilifère) identifia un certain nombre d'espèces halophiles: *Synedra pulchella*, *Mastogloia elliptica*, *Navicula halophila*, *N. protracta*, *N. pygmaea*, *N. elegans*, *Rhopalodia gibberula* et *Nitzschia punctata*. Celles-ci y sont associées à des espèces lacustres planctoniques comme *Cyclotella comta*, *Stephanodus astraea* et *S. hantzschii*, ces deux dernières caractérisant les lacs eutrophes. Pour tenter de concilier ces données en apparence contradictoires, Meischner & Paul (1977) admettent que le lac de Willershausen était de type méromictique, son hypolimnion étant rendu plus ou moins saumâtre par des saumures remontant du Zechstein. Les limites de tolérance des poissons identifiés dans le banc carbonaté fossilifère de Willershausen permettent d'envisager une salinité maximale d'environ 8 à 10‰ de l'hypolimnion.

D'un point de vue paléoclimatologique, l'ichthyofaune pliocène de Willershausen, qui est composée uniquement d'espèces européennes ou eurasiatiques actuelles ou de formes qui leur sont très étroitement apparentées, suggère un climat qui ne devait pas différer de celui qui caractérise actuellement l'Allemagne. Toutefois, des indications quelque peu divergentes sont apportées par certains fossiles «exotiques» tels qu'*Andrias scheuchzeri* (HOLL) une espèce dont les représentants actuels vivent en Asie orientale sous des climats de type subtropical. De même, le genre *Chelydropsis* MLYNARSKI est-il étroitement apparenté au genre actuel *Chelydra* SCHWEIGGER dont l'aire de répartition correspond au Sud-Est des Etats-Unis.

Cette impression est confirmée par la découverte dans le gisement de plusieurs insectes qui vivent actuellement sous des climats plus chauds, de type méditerranéen à subtropical, voire tropical. Tel est le cas de la mante religieuse, *Mantis religiosa* L., de la cigale : *Cicada orni* L., d'un termite : *Ulmeriella willershausensis* WEIDNER, appartenant à la famille des Hodotermitidae, de courtilières (taupes-grillons) *Grillotalpa africana* BEAUVOIS, très largement répandue en Afrique, Asie tropicale et Australie, et de *Ptyelus grossus* FABRICIUS, actuellement répandue en Afrique, au Sud du Sahara (WEIDNER, 1968).

De même, comme l'a souligné MEISCHNER (1994) en se fondant sur les travaux de STRAUS (1952, 1966), la flore fossile de Willershausen comporte, outre de nombreux composants des forêts actuelles d'Europe centrale, un certain nombre d'éléments qui ne vivent aujourd'hui qu'en Amérique du Nord ou en Asie orientale, tandis que d'autres sont de type méditerranéen.

Tous ces éléments conduisent à penser que si le climat était bien de type tempéré, comme le suggère tout particulièrement l'ichthyofaune étudiée dans le présent article, il devait être un peu plus chaud, avec des hivers probablement moins froids que ceux qui caractérisent de nos jours le Harz.

Remerciements

L'auteur remercie tout particulièrement le Professeur H. ELTGEN (Clausthal-Zellerfeld) et les Docteurs R. BÖTTCHER (Stuttgart) et S. RITZKOWSKI (Göttingen) qui ont grandement facilité la préparation de la présente étude en consentant le prêt des spécimens les plus significatifs. Il est également redevable d'informations et de documentation concernant le gisement fossilifère de Willershausen que lui ont aimablement communiqué le Professeur D. MEISCHNER et le Docteur J. PAUL (Göttingen). Par ailleurs, le Docteur P. MEIN (Lyon) a bien voulu lui indiquer la signification biostratigraphique des mammifères fossiles découverts à Willershausen. L'illustration est due au talent de J. DYON (Paris). Enfin le Docteur G. BLOOS (Stuttgart) s'est chargé du travail éditorial.

4. Bibliographie

AGASSIZ, L. (1833–1844): Recherches sur les poissons fossiles, **5**: XII+122+160 p., 95 pl. (Atlas); Neuchâtel (Petitpierre).

BOULENGER, G. A. (1907): Anderson's Zoology of Egypt. The Fishes of the Nile. LI+578 p.; London (Hugh Rees Ltd.).

FEJFAR, O. & STORCH, G.(1990) : Eine pliozäne (ober-ruscinische) Kleinsäugerfauna aus Gundersheim, Rheinhessen. – 1. Nagetiere: Mammalia, Rodentia. – Senckenb. Lethaea, **71**: 139–184; Frankfurt a. M.

Finkenwirth, A. (1964): Das Eisenerz des Lias γ (g) am Kahlberg bei Echte und der Weissjura in Süd-Hannover. – Beih. geol. Jb., **56**: 1–131; Hannover.

Gaudant, J. (1979): L'ichthyofaune tiglienne de Tegelen (Pays-Bas): signification paléoécologique et paléoclimatique. – Scripta geol., **50**: 1–16; Leiden.

– (1980): Mise au point sur l'ichthyofaune miocène d'Öhningen (Baden, Allemagne). – C. R. Acad. Sci., **291** (D):1033–1036; Paris.

– (1987): Mise au point sur l'ichthyofaune pliocène de Willershausen-am-Harz (Allemagne). – C. R. Acad. Sci., **305** (II): 811–814; Paris.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1809): Poissons. – *In*: Description de l'Egypte ou Recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Egypte pendant l'expédition de l'armée française, publié par les ordres de Sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand. Histoire naturelle, Planches, T. 1, 27 pl.; Paris (Imprimerie impériale).

Klähn, H. (1932): Mastodon arvernensis Croz. und Job. aus dem Mittelpliozän von Willershausen und die Bedeutung des Vorkommens für Pliocänfragen. – N. Jb. Miner. Geol. Paläont., (B), Beil.-Bd. **68**: 149–178; Stuttgart.

Meischner, D. (1994): Die ehemalige Tongrube Willershausen, ein Naturdenkmal von weltweiter Bedeutung. – *In*: Jäckel, H., Diesner, R. & Hillebrecht, W. (Hrsg): Willershausen am Harz – Umrisse einer Dorfgeschichte, Festschrift anläßlich der Feierlichkeiten des Jahres 1994 zur ersten urkundlichen Erwähnung Willershausens vor 700 Jahren: 9–30; Willershausen.

Meischner, D. & Paul, J. (1977): Introduction to the geology of the Harz Mountains. – *In*: III. International Symposium on environmental biogeochemistry Wolfenbüttel, West Germany, 1977, Field Guide Harz Mountains: 2–12.

Obrhelová, N. (1970): Fische aus den Süßwasserablagerungen des Villafranchium im Süden der CSSR. – Geologie, **19**: 569–587; Berlin.

Rietschel, S. & Storch, G. (1974): Außergewöhnlich erhaltene Waldmäuse (*Apodemus atavus* Heller 1936) aus dem Ober-Pliozän von Willershausen am Harz. – Senckenb. Lethaea, **54**: 491–519; Frankfurt a. M.

Rutte, E. (1962): Schlundzähne von Süßwasserfischen. – Palaeontographica, (A), **120**: 165–212; Stuttgart.

Schmidt, H. (1949): Der Artenreichtum einer voreiszeitlichen Lebensgemeinschaft. – Beitr. Naturkde. Niedersachsen, **4**: 30–37; Osnabrück.

– (1966): Eine Entwicklungsreihe bei Schildkröten der Gattung *Chelydra*. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **125**: 19–28; Stuttgart.

Smith, C. L. & Bailey, R. M. (1961): Evolution of the dorsal-fin supports of Percoid fishes. – Pap. Michigan Acad. Sci. Arts Lett., **46**: 345–363; Ann Arbor.

Špinar, Z. V. (1980): Fossile Raniden aus dem oberen Pliozän von Willershausen (Niedersachsen). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (B), **53**: 1–53; Stuttgart.

Straus, A. (1952): Beiträge zur Pliocänflora von Willershausen. III: Die niederen Pflanzengruppen bis zu den Gymnospermen. – Palaeontographica, (B), **93**: 1–44; Stuttgart.

– (1966): Wald vor der Eiszeit. – Berliner Naturschutzbl., **10**: 57–63; Berlin.

Vinken, R. (1967): Kurzer Überblick über die Geologie der Umgebung von Willershausen. – Ber. naturhist. Ges. Hannover, **111**: 5–14; Hannover.

Wegele, H. (1914): Stratigraphie und Tektonik der tertiären Ablagerungen von Olderode-Düderode-Willershausen. – Inaugural-Dissertation, 38 S.; Göttingen (A. Rüttgerodt).

Weidner, H. (1968): Eine Maulwurfsgrille aus dem Pliozän von Willershausen. – Beih. Ber. naturhist. Ges. Hannover, **6**: 5–12; Hannover.

Weiler, W. (1933): Die Fischreste aus dem Oberpliocän von Willershausen. – Arch. Hydrobiol., **25**: 291–304; Stuttgart.

– (1956): Über eine neue Gattung der Welse (Fam. Siluridae) aus dem Pliozän von Willershausen. – Paläont. Z., **30**, 180–189; Stuttgart.

– (1965): Die Fischfauna des interglazialen Beckentons von Bilshausen bei Göttingen. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **123**: 202–219; Stuttgart.

Westphal, F. (1967): Erster Nachweis des Riesensalamanders (*Andrias*, Urodela, Amphibia) im europäischen Jungpliozän. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1967**: 67–73; Stuttgart.

Adresse de l'auteur:

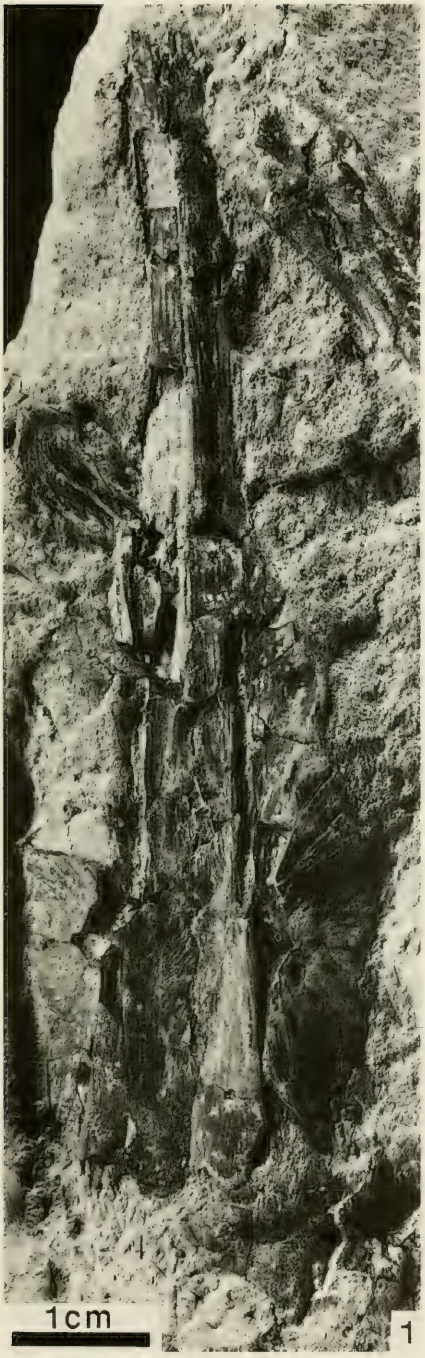
Jean Gaudant, 17, rue du Docteur Magnan, F-75013 Paris, France.

Planche 1

Esox cf. *lucius* L.

Fig. 1. Toit crânien provenant de l'argile claire («heller Ton»). Spécimen IMGPGö 12421, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
Cliché D. Serrette

Fig. 2. Schéma interprétatif du même.
p. c. s.o.: pores du canal supraorbitaire; s.o. c.: canal supraorbitaire.



1

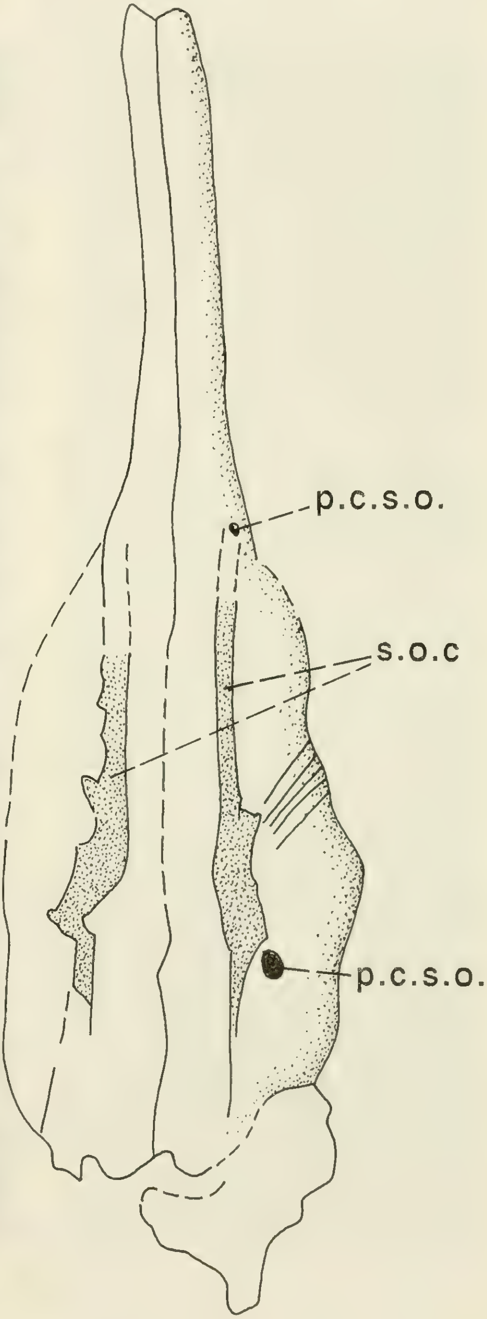

p.c.s.o.
s.o.c
p.c.s.o.

Planche 2

Carassius cf. *carassius* (L.)

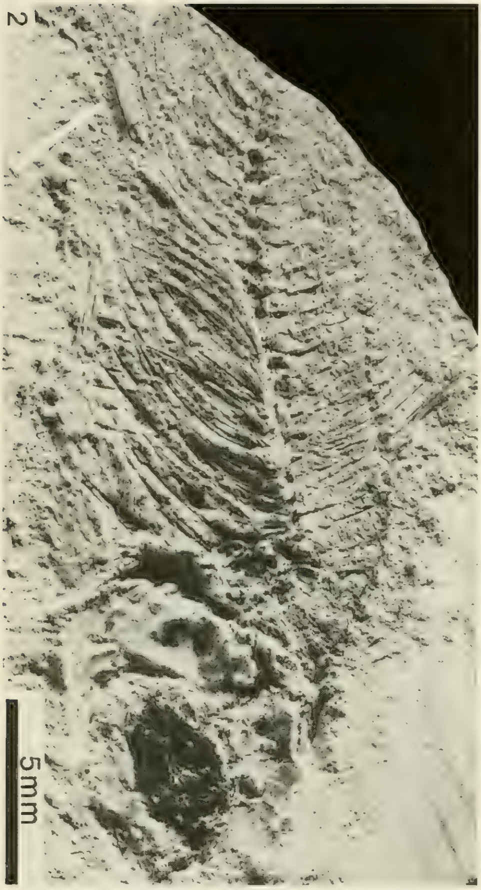
Fig. 1. Vue générale du spécimen n° 592 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld.

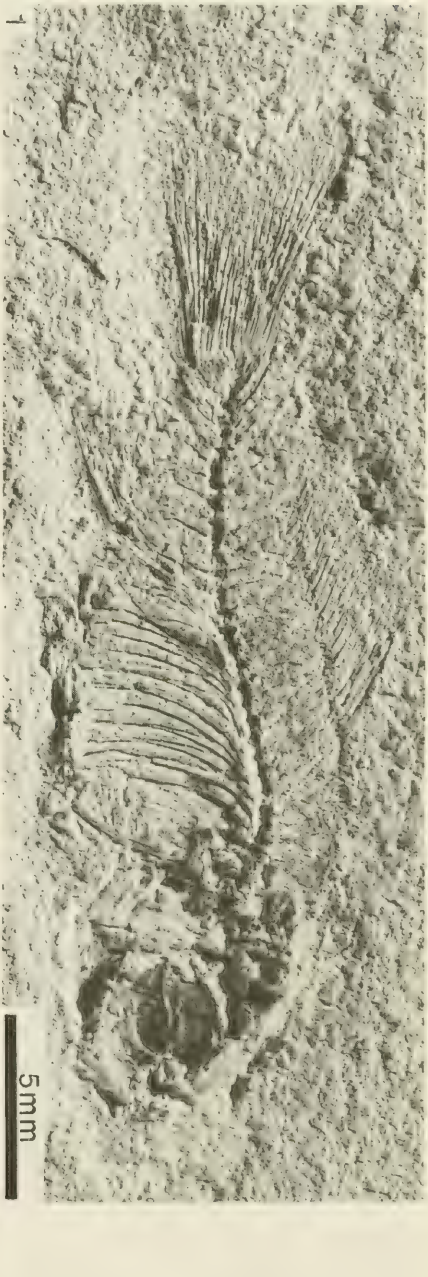
Fig. 2. Vue générale du spécimen IMGPGö 52–23648, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
(La flèche désigne le rayon ossifié de la nageoire anale).

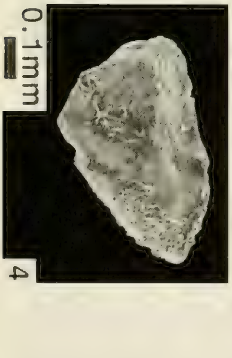
Fig. 3. Avant-dernière dent pharyngienne prélevée sur le spécimen n 592 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue postérieure.

Fig. 4. Dernière dent pharyngienne prélevée sur le spécimen n° 592 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue postérieure.

1–2 : clichés D. Serrette
3–4 : électrophotographies S. Laroche


2


1


4

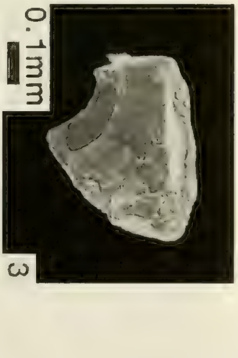

3

Planche 3

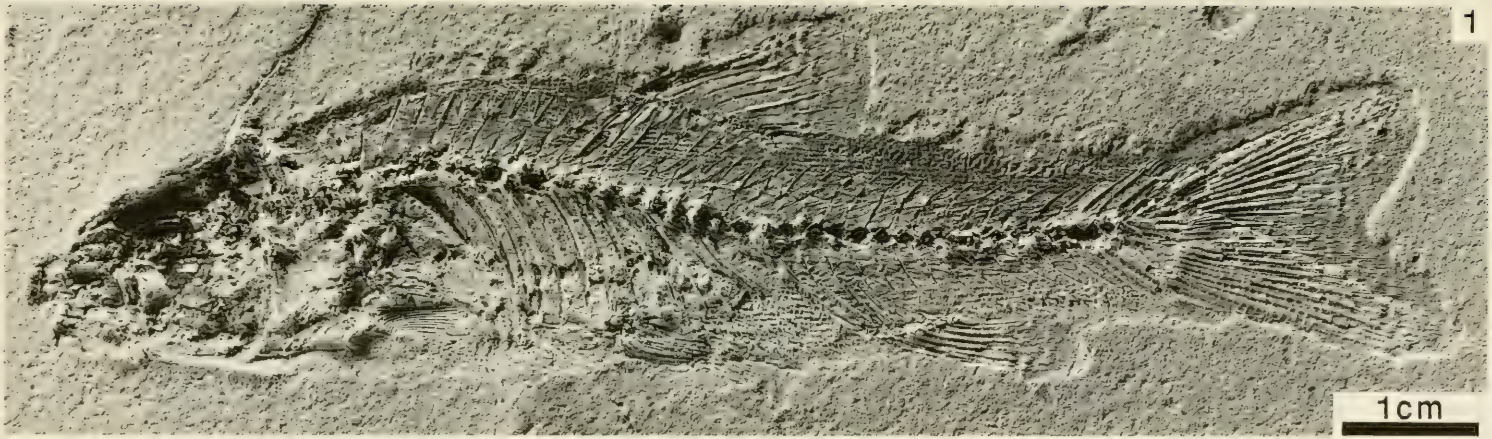
Tinca pliocaenica n. sp.

Fig. 1. Vue générale du spécimen SMNS 51017a, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 2. Vue générale du spécimen IMGPGö 991–5 (holotype), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen. Ce même spécimen fut précédemment figuré par Weiler (1933, Pl. 2, fig. 2) comme *Tinca leptosoma* Agassiz.

Clichés D. Serrette

1



2

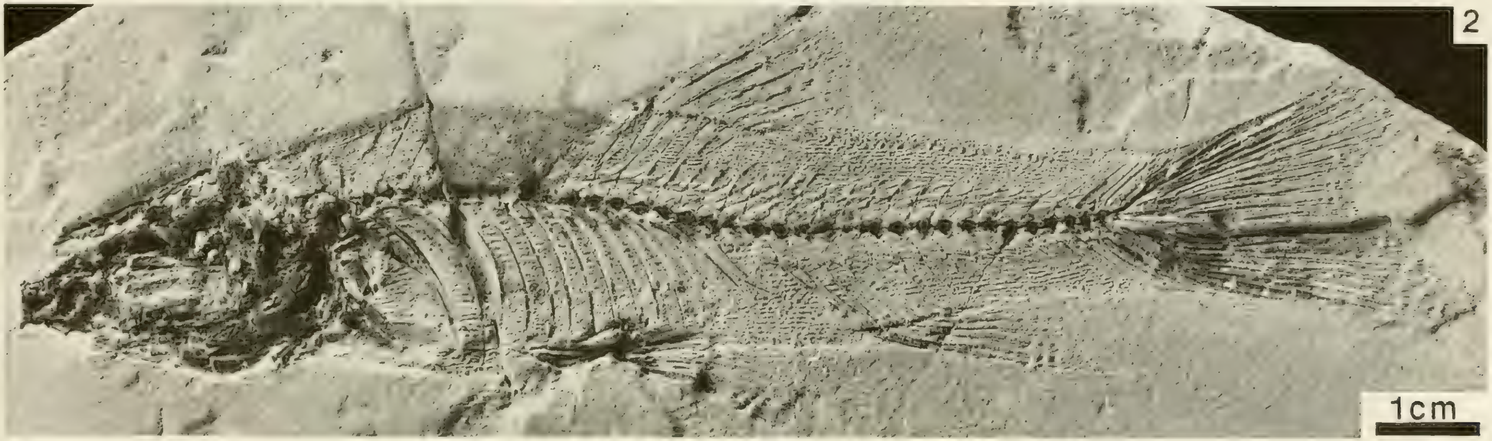


Planche 4

Tinca pliocaenica n. sp.

Fig. 1. Avant-dernière dent pharyngienne gauche (notée 2), prélevée sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue antérieure.

Fig. 2. Idem. Vue supérieure.

Fig. 3. Idem. Vue postérieure.

Fig. 4. Avant-dernière dent pharyngienne droite (notée 2), prélevée sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Vue postérieure.

Fig. 5. Idem. Vue supérieure.

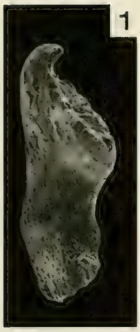
Fig. 6. Idem. Vue antérieure.

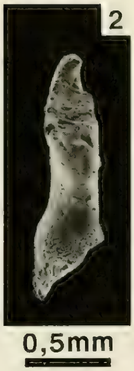
Fig. 7. Dent pharyngienne postérieure droite (notée 1), prélevée sur le spécimen n° 594 de la collection Riechers, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld. Face postérieure.

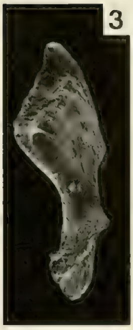
Fig. 8. Ecaille de la région postabdominale du spécimen SMF P. 5445, conservé dans les collections paléozoologiques du Senckenberg-Museum de Francfort sur le Main.

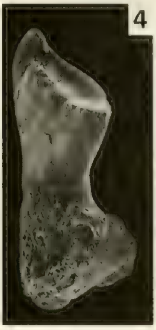
Fig. 9. Nageoire pelvienne du spécimen SMNS 50957, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. On remarquera l'épaississement qui affecte le premier rayon de la nageoire et qui caractérise les individus mâles.

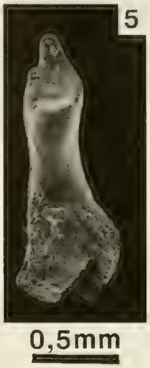
1–7 : Electrophotographies S. Laroche
8–9 : Clichés D. Serrette

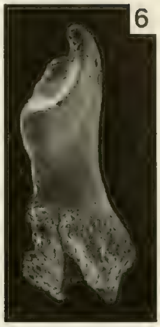

1

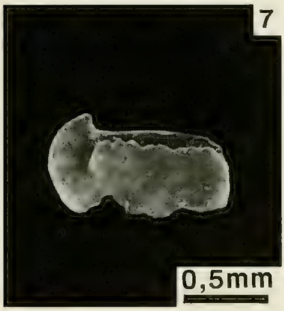

2
0,5mm

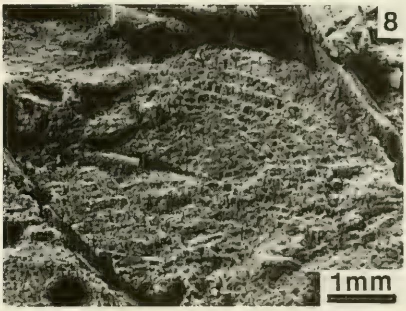

3


4


5
0,5mm


6


7
0,5mm


8
1mm

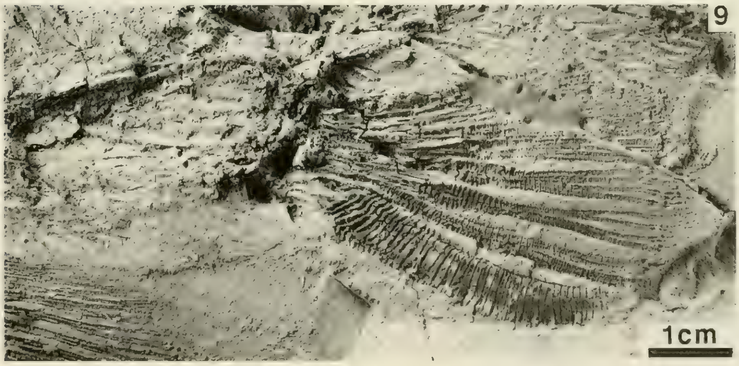
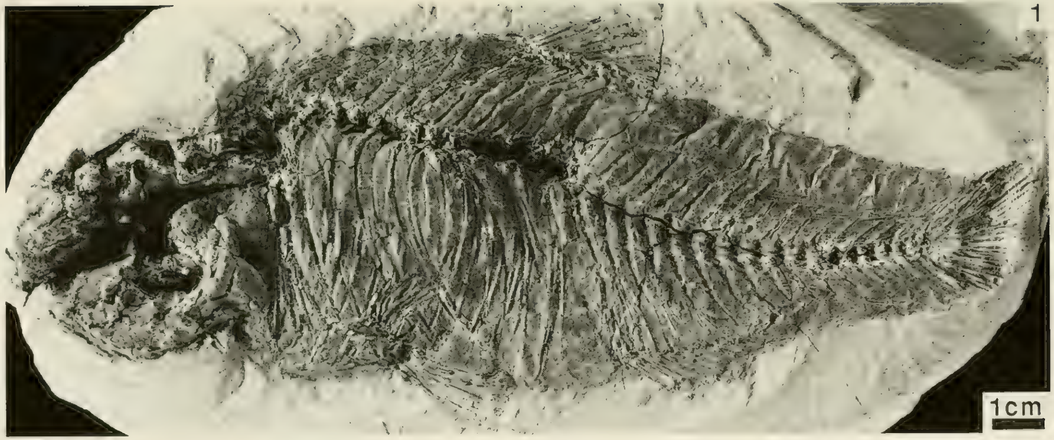

9
1cm

Planche 5

Rutilus cf. *rutilus* (L.)

Fig. 1. Vue générale du spécimen IMGPGö 52–31195a, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

Fig. 2. Vue générale du spécimen SMNS 51025, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.


1
1cm

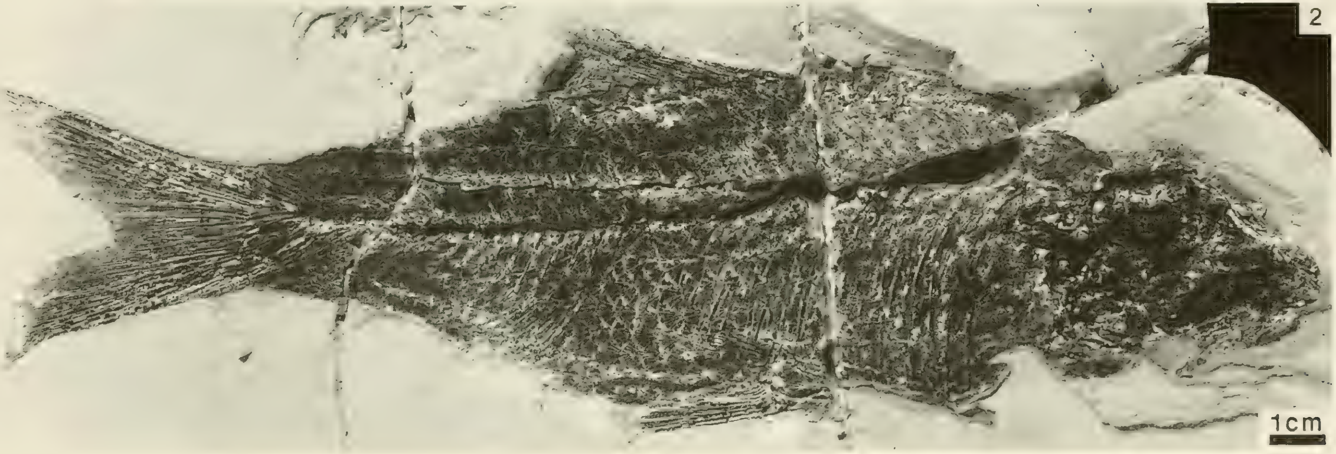

2
1cm

Planche 6

Rutilus cf. *rutilus* (L.)

Fig. 1. Dent pharyngienne prélevée sur le spécimen IMGPGö 52–20480, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen. Vue antérieure.

Fig. 2. Idem. Vue supérieure.

Fig. 3. Idem. Vue postérieure.

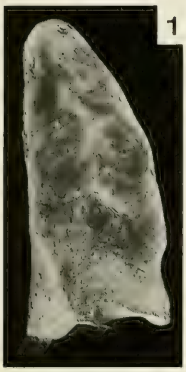
Fig. 4. Dent pharyngienne prélevée sur le spécimen IMGPGö 52–5765, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen. Vue postérieure.

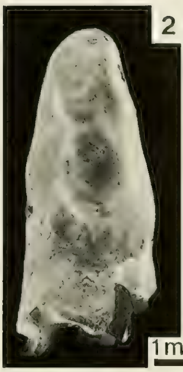
Fig. 5. Idem. Vue supérieure.

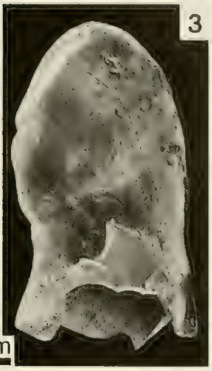
Fig. 6. Idem. Vue antérieure.

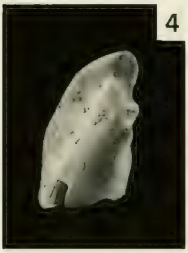
Fig. 7. Os pharyngien du spécimen IMGPGö 52–20480, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

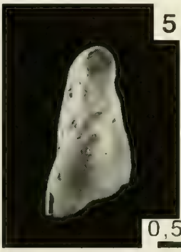
Fig. 8. Vue générale du spécimen IMGPGö 52–20480a (contre-empreinte du précédent), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

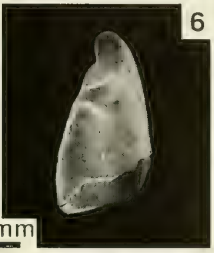

1

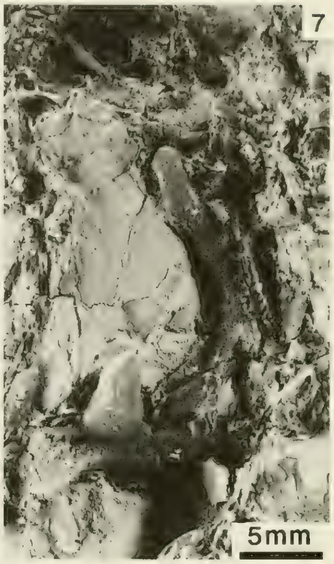

2


3


4


5


6


7

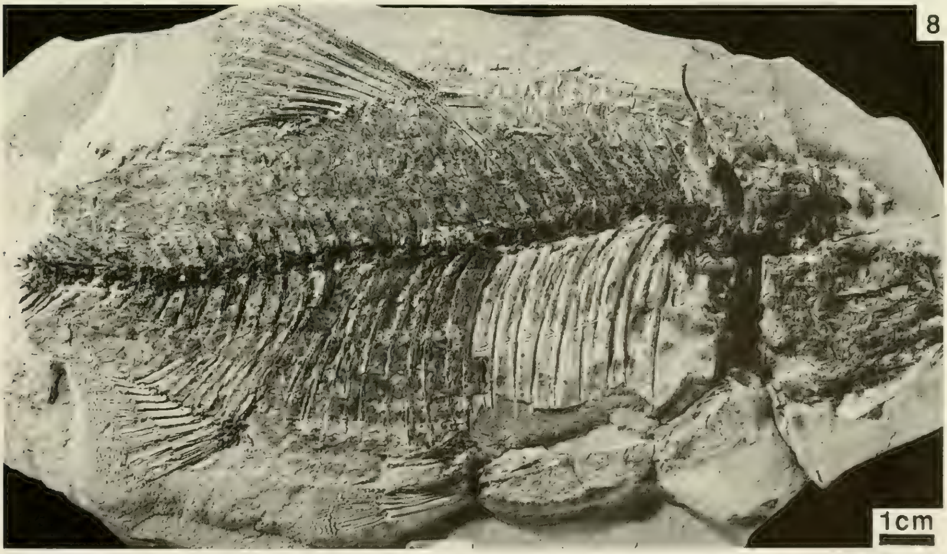
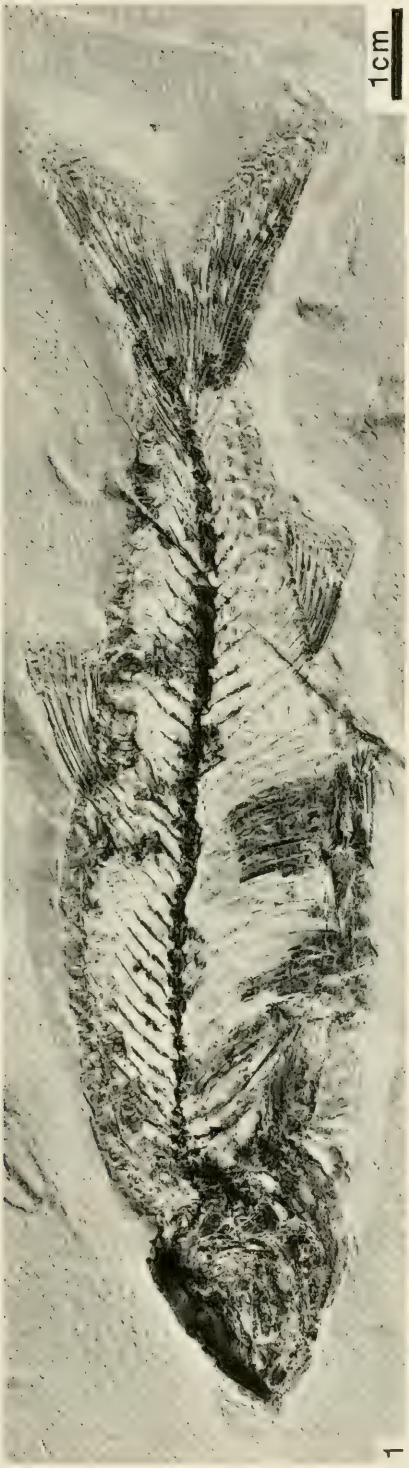

8

Planche 7

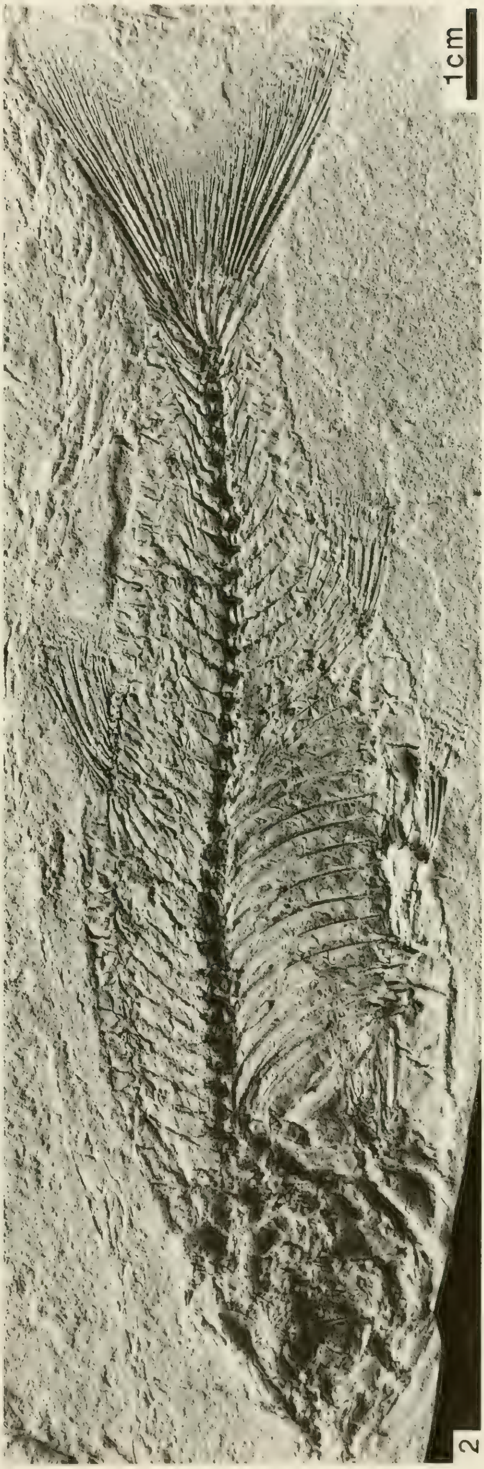
Scardinius erythrophthalmus (L.)

Fig. 1. Vue générale du spécimen SMNS 50955, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 2. Vue générale du spécimen 5 Diem de la collection Fuhrmann, conservée au Geologisches Institut de la Technische Universität de Clausthal-Zellerfeld.



1



2

Planche 8

Scardinius erythrophthalmus (L.)

Fig. 1. Dent pharyngienne droite provenant de la rangée principale, prélevée sur le spécimen SMNS 50956 (contre-empreinte de SMNS 51019), conservée dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. Face postérieure.

Fig. 2. Vue supérieure de la même dent pharyngienne.

Fig. 3. Face antérieure de la même dent pharyngienne.

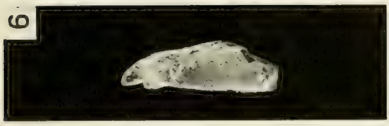
Fig. 4. Dent pharyngienne gauche provenant de la rangée latérale, prélevée sur le spécimen SMNS 50956 (contre-empreinte de SMNS 51019), conservée dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. Face antérieure.

Fig. 5. Vue supérieure de la même dent pharyngienne.

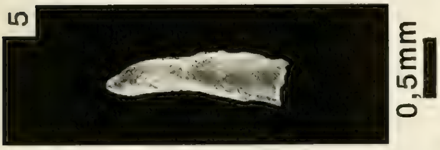
Fig. 6. Face postérieure de la même dent pharyngienne.

Fig. 7. Vue générale du spécimen SMNS 51019, conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

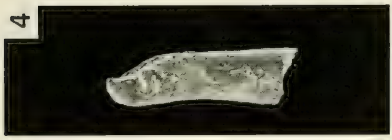
6



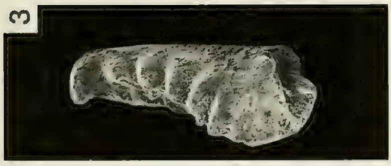
5



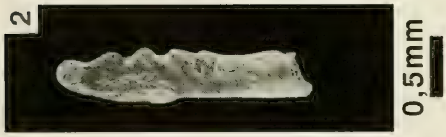
4



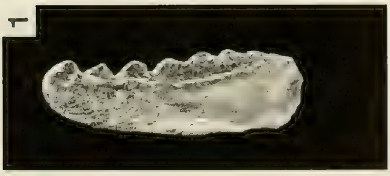
3



2



1



7

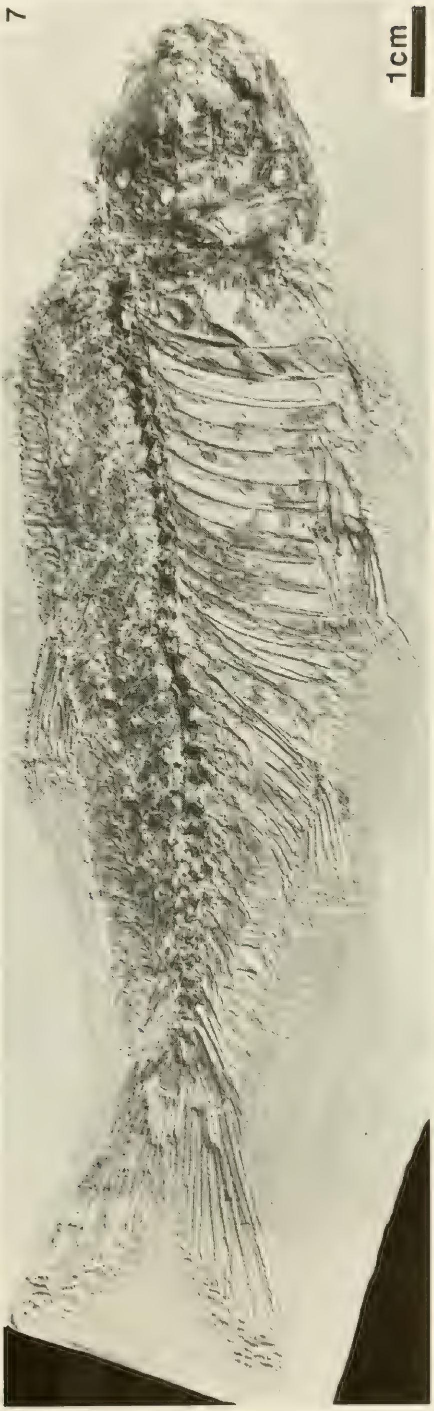


Planche 9

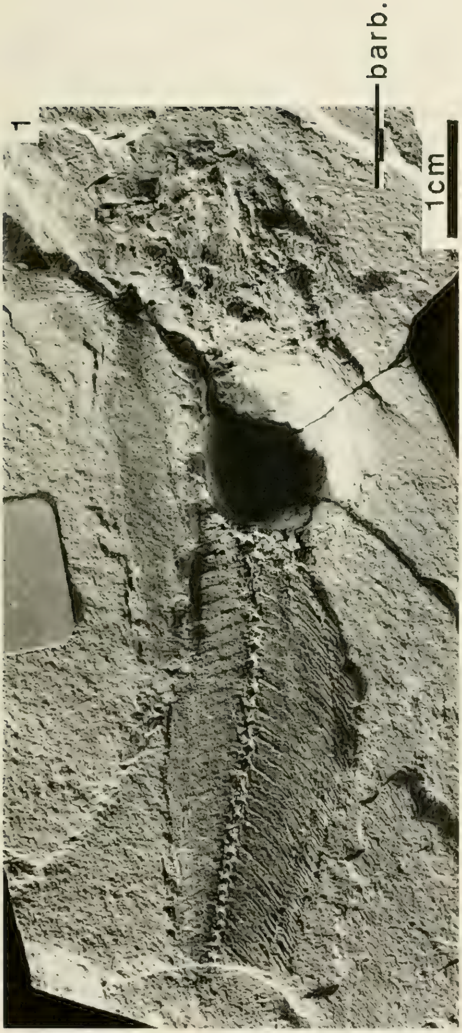
Silurus (?) sp.

Fig. 1. Vue générale du spécimen IMGPGö 512–1 (Holotype de *Pliosilurus primus* Weiler), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

Fig. 2. Vue générale du spécimen IMGPGö 52–4836 (contre-empreinte du précédent), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

Clichés D. Serrette

1



2

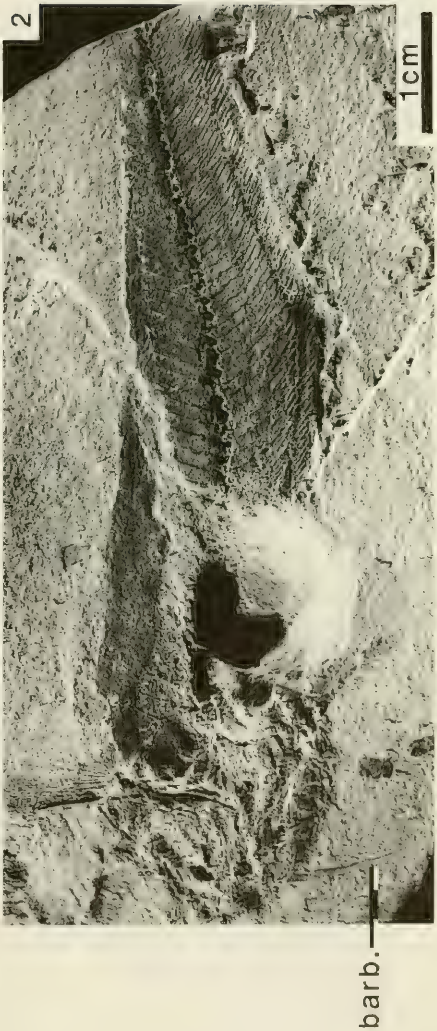


Planche 10

Perca antiqua n. sp.

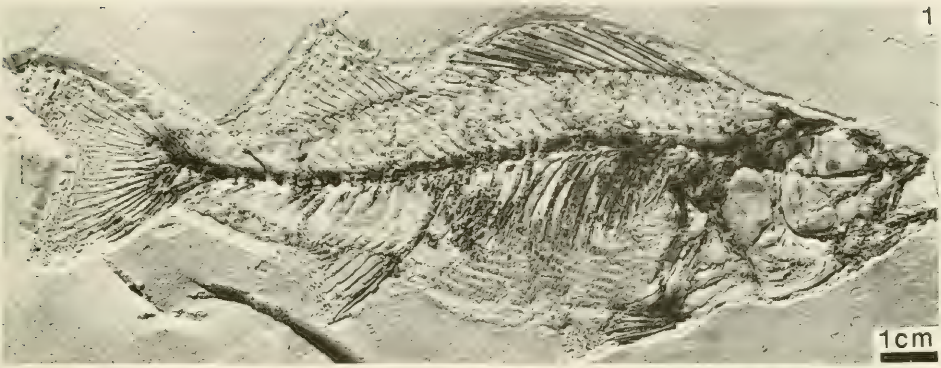
Fig. 1. Vue générale du spécimen IMGPGö 991–1 (Holotype), conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

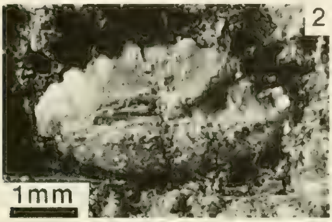
Fig. 2. Otolithe fossilisée in situ sur le spécimen SMNS 59655 conservé dans les collections paléontologiques du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

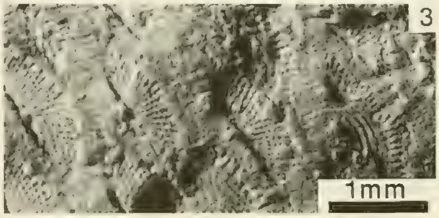
Fig. 3. Ecailles de la partie dorsale de la région abdominale du spécimen IMGPGö 52–21696, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.

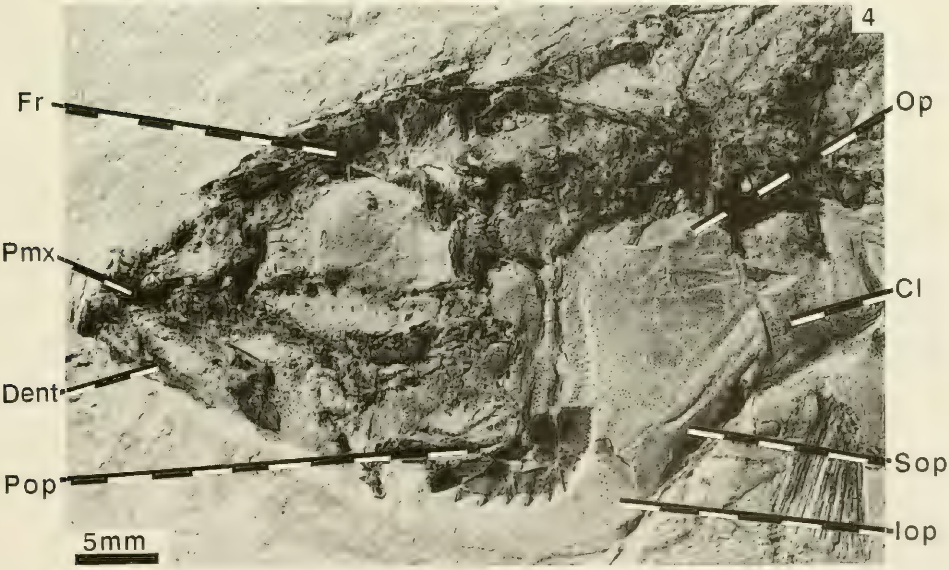
Fig. 4. Tête du spécimen IMGPGö 52–30870, conservé dans les collections paléontologiques du Geologisch-Paläontologisches Institut de la Georg-August Universität de Göttingen.
Cl: cleithrum; Dent: dentaire; Fr: frontal; Iop: interopercule; Op: opercule; Pmx: prémaxillaire; Pop: préopercule; Sop: sousopercule.

Clichés D. Serrette


1
1cm


2
1mm


3
1mm


4
Fr
Op
Pmx
Cl
Dent
Sop
Pop
Iop
5mm

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. B | Nr. 258 | 27 pp., 5 figs. | Stuttgart, 31. 12. 1997

The cranial osteology of *Ichthyosaurus intermedius* CONYBEARE, 1822 from the Lias of Great Britain

By Michael W. Maisch, Tübingen

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

With 5 figures

Summary

A complete and extraordinarily well preserved ichthyosaurian skull, SMNS 13111, is described in detail. It has been formerly identified as *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922 and was reported to be from the Upper Lias of Whitby. Comparison with the genera *Stenopterygius* and *Ichthyosaurus* shows, however, that the specimen is a representative of the latter, bearing closest resemblance to the type specimen of *I. intermedius* CONYBEARE, 1822 from the Lower Lias of Lyme Regis. It is consequently referred to that species, which is shown to differ from *I. communis*, with which it had been formerly synonymized, mainly in features of its dentition. An emended diagnosis of the species, based mainly on SMNS 13111, is given.

Zusammenfassung

Ein vollständiger und vorzüglich erhaltener Ichthyosaurierschädel, SMNS 13111, wird detailliert beschrieben. Das Stück wurde bislang zu *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922 gestellt. Vergleiche mit den Gattungen *Stenopterygius* und *Ichthyosaurus* zeigen indessen, daß es einem Vertreter der letzteren Gattung angehört, wobei es die größte Ähnlichkeit zum Typusschädel der Art *Ichthyosaurus intermedius* CONYBEARE, 1822 aus dem Unteren Lias von Lyme Regis aufweist. Es wird folglich dieser Art zugewiesen, die sich von *I. communis*, mit welchem sie zuvor synonymisiert wurde, vor allem in Merkmalen der Bezahnung unterscheidet. Eine erweiterte und verbesserte Diagnose dieser Art, die in der Hauptsache auf SMNS 13111 basiert, wird gegeben.

1. Introduction

The ichthyosaurs are one of the most famous and popular groups of fossil tetrapods, second only, probably, to the dinosaurs, and an extensive literature on these enigmatic animals exists. Despite these numerous studies, our knowledge especially of the cranial osteology of the majority of ichthyosaurian taxa is still very limited and systematics within the group is almost entirely based on rather gross morphological differences. No convincing attempt to clarify the in-group relationships of the Ichthyosauria has yet appeared, although MAZIN (1982) provided some useful data, and the systematic position of the entire group within the Tetrapoda is still unknown (MAISCH 1997). This situation is clearly caused by our lack of detailed morphological knowledge of most forms.

Systematic approaches in part use an exclusively phenetic methodology (especially MC GOWAN 1974a, b, 1976 and 1979). It often appears to be the only sensibly applicable alpha-taxonomical method when dealing with very compressed specimens, which is the majority of Jurassic ichthyosaur finds. To base systematics practically exclusively on such characters is yet not desirable, in particular because these characters might not always be reliable, a fact already noted by v. HUENE (1922) and recently highlighted by the comprehensive studies of GODEFROIT (1993, 1994).

The existing descriptions of Jurassic ichthyosaur crania are only adequate for *Ichthyosaurus communis* (SOLLAS 1916; MC GOWAN 1973), *Stenopterygius longifrons* (OWEN 1881; GODEFROIT 1993, 1994), *Baptanodon* (GILMORE 1905) and *Ophthalmosaurus* (ANDREWS 1910; APPLEBY 1956, 1961). The purpose of this paper is to give a detailed description of the ichthyosaur skull SMNS 13111, allegedly from the Toarcian of Whitby, but, as it is demonstrated below, more probably from the Lower Lias. Each element of the skull is described in detail and then immediately compared to the two generally most similar genera of Liassic ichthyosaurs, *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius*.

2. Comparative cranial osteology of *Ichthyosaurus intermedius*, SMNS 13111

2.1. Previous work

In his classical monograph "Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge" FRIEDRICH v. HUENE (1922) introduced the new species *Stenopterygius hauffianus*, based on three skulls from the Posidonienschiefer of the well-known Holzmaden area in South-Western Germany. One of these (GPIT 18287) was later depicted as the lectotype of the species (MC GOWAN 1979). The species was erected to accommodate those specimens of *Stenopterygius* with strikingly short snouts and comparatively very large orbits. v. HUENE also referred to this species a skull allegedly from the Upper Lias of Whitby in Yorkshire, which he also figured (v. HUENE 1922, pl. 19, fig. 2). MC GOWAN (1978, 1979) mentioned this skull twice, but stated both times that it was impossible to relocate the specimen, assuming that it had been lost. BENTON & TAYLOR (1984), in a review of the Upper Liassic reptiles of the Whitby area, also refer to the specimen as probably lost. MC GOWAN (1978) described, however, three other skulls – comparable in size to v. HUENE's specimen and probably all immature – from the Upper Lias of Ilminster, Somerset, which he referred to *Stenopterygius hauffianus* (MC GOWAN 1978). These specimens really appear to belong to *S. hauffianus* as the species is currently understood, providing the only definite record of the taxon from Great Britain so far.

During a revision of the entire ichthyosaur collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS), I relocated v. HUENE's English specimen, which is bearing the number SMNS 13111, identical to the number given in v. HUENE (1922) and also well agreeing with v. HUENE's figure.

The specimen was received from the commercial fossil and mineral trader F. KRANTZ in Bonn by the Museum in the year 1912, in exchange for Quaternary mammal material from Steinheim an der Murr (R. WILD, pers. comm.), so there is no doubt that the specimen described here is identical to that figured by v. HUENE.

Because it forms part of the material used by v. HUENE in the original description of *Stenopterygius hauffianus*, SMNS 13111 must be considered a paralectotype of this species. The cranial osteology and general skeletal structure of *S. hauffianus* was in part described by v. HUENE (1922, 1926, 1931b, 1952), MC GOWAN (1978, 1979) and, most recently and quite thoroughly, by GODEFROIT (1994).

2.2. Systematic palaeontology

Order Ichthyosauria DE BLAINVILLE, 1835
Family Ichthyosauridae BONAPARTE, 1838

Type genus: *Ichthyosaurus* DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821 = *Eurypterygius* JAEKEL, 1904.

Other genera: ?*Protoichthyosaurus* APPLEBY, 1979 (is very probably synonymous to *Ichthyosaurus* [MAISCH & HUNGERBÜHLER 1997]), probably *Macropterygius* v. HUENE, 1922, too.

Diagnosis (after MC GOWAN 1974b, 1996). – Forefin with no fewer than 4 primary digits, two of which originate from the intermedium, total digital count usually not less than 5, orbit relatively large, ratio diameter of orbit to length of lower jaw > 0.20, aperture of sclerotic ring relatively large, ratio internal diameter of sclerotic ring to diameter of orbit usually > 0.35, maxilla relatively small, ratio length of premaxillary segment to length of lower jaw usually > 0.40, pelvic girdle tripartite, rib articulations predominantly bicipital.

Other diagnostic features include:

- Teeth strongly developed, never reduced, usually with expanded roots, crowns and roots bearing a strong sculpture of apicobasal grooves and ridges, but no carinae are ever developed.
- The fossa dentalis and the fossa praemaxillaris are weakly developed, usually discontinuous structures.
- A separately ossified squamosal between supratemporal and quadratojugal is present but exceedingly delicate and thin, often detached from specimens or crushed beyond recognition and thus appearing to be absent.
- The processus quadratus of the quadratojugal is well-developed, long and clearly offset from the main body of the bone.
- The autopodial fin elements have a very characteristic polygonal shape with well-finished edges, forming a closely fitting mosaic pattern for most of the length of the fins.
- The humerus is very stout, about as wide as long, with a well developed trochanter dorsalis, only two distal facets are present.
- The coracoids are very thick and robust and have well-developed anterior and posterior notches.
- The preflexural vertebral count is low, usually < 80.
- The tailbend is well developed.

Genus *Ichthyosaurus* DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821

Type species: *Ichthyosaurus communis* CONYBEARE, 1822.

Other species: *I. intermedius* CONYBEARE, 1822; *I. breviceps* OWEN, 1881; *I. conybeari* LYDEKKER, 1889; *I. janiceps* MC GOWAN, 1996.

Diagnosis. – As for the family, because it is the only genus certainly belonging to it.

Ichthyosaurus intermedius CONYBEARE, 1822
= *Eurypterygius intermedius* (CONYBEARE, 1822) JAEKEL, 1904

Holotype: Original specimen of HOME 1819, pl. 14 and CONYBEARE 1822, pl. 17, incomplete skull and mandible with associated postcrania; the present whereabouts of this specimen are not known.

Referred specimen: SMNS 13111. The specimen has been determined as *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922. This determination of v. HUENE 1922 has been adopted by all subsequent authors (MC GOWAN 1978, 1979; BENTON & TAYLOR 1984; GODEFROIT 1994).

Emended diagnosis (previous ones have been given by CONYBEARE 1822; OWEN 1881; v. HUENE 1922). – A species of small size, skull length probably not exceeding 40 cm, skull proportions rather similar to *I. communis* in SMNS 13111: premaxillary ratio 0.36, snout ratio 0. 61, orbital ratio 0.22, prenarial ratio 0.52, sclerotic ring ratio 0.40); number of maxillary teeth > 20 (possibly > 25), which is by far the highest number in all species of the genus; teeth heavily striated but less than in *I. communis*, crowns very long and slender, roots often expanding rather abruptly, the posterior maxillary teeth situated below the orbit and distinctly recurved; premaxilla and dentary only with rudimentary fossae; fossa surangularis very short; maxilla relatively high with slightly concave ventral border, extremely long and delicate posterior suborbital process reaching up to the middle of the orbit; jugal with dorsoventrally compressed ramus suborbitalis bearing a lateral ridge, as in *Stenopterygius*; quadratojugal shortened dorsoventrally with well developed and characteristically shaped processus quadratus contacting quadrate somewhat dorsal to the condylar area; ascending plate of quadrate very delicately built with narrow, sharp lateral edge.

Comparison of SMNS 13111 (fig. 1, 2) to CONYBEARE's type specimen (fig. 3) strongly suggests that they belong to the same species. Whether this is also true for other specimens that have been referred to *I. intermedius* in the past (OWEN 1881; LYDEKKER 1889; v. HUENE 1922) has yet to be established.

Remarks on the alleged stratigraphic provenance of SMNS 13111

The thought that a typical member of the genus *Ichthyosaurus* should have remained hitherto unnoticed in the well-documented and thoroughly studied ichthyosaurian fauna of the Upper Lias of Western Europe appears very strange. The only primary information available on the origin of the specimen are a note in the inventory book of the SMNS and the original label of the fossil trader F. KRANTZ still preserved in the SMNS. Both equally state that the specimen represents "*Ichthyosaurus trigonodon* CONYBEARE, Upper Lias, Whitby".

The taxonomic determination appears very odd. *Ichthyosaurus trigonodon*, which was thoroughly described by CARL v. THEODORI (1854), is not known to occur in Great Britain at all. It is a gigantic ichthyosaur reaching a skull length in excess of

180 cm. It certainly belongs to the genus *Temnodontosaurus* LYDEKKER, 1889 (pers. obs.) and constitutes a valid species of that genus. It is almost certainly a senior subjective synonym of *Temnodontosaurus burgundiae* (GAUDRY, 1892) and was treated as such by MAISCH (1997).

Stratigraphic and geographic documentation of SMNS 13111 is obviously inadequate. The preservation of the specimen – the bone surface being excellently preserved in rather soft blueish-grey marl, the bone itself being of very dark grey, almost blackish colour – occurs in very similar manner in both Upper and Lower Liassic English ichthyosaurs and thus does not provide adequate evidence to ascertain the origin of the specimen.

A possibility of establishing the age of SMNS 13111 beyond doubt could be to look for microfossils in the matrix still attached to it. There is, unfortunately, so little rock left, that the chance to obtain well enough preserved and determinable specimens of any stratigraphic significance must be considered very low.

Considering the improbability of an Upper Liassic *Ichthyosaurus* one should, of course, bear in mind that at least one species – *Temnodontosaurus acutirostris* (OWEN, 1839) MAISCH 1997 – is known to be restricted to the Toarcian of Great Britain (MC GOWAN 1974b) and another species, "*Leptopterygius*" *disinteger* (v. HUENE, 1926) is restricted to the Holzmaden area (MAISCH, in press a). The latter species, which is in several respects very unusual and certainly represents a genus of its own (MAISCH, in press a), is only known by the holotype skeleton. Both these species are no small or inconspicuous animals, but belong to the largest Upper Liassic ichthyosaurs known. It is therefore evident, that there had been rare and unusual ichthyosaurs of probably restricted occurrence in the Upper Lias of Europe, and that new and surprising discoveries can therefore still be expected in the future

That the genus *Ichthyosaurus* is by no means restricted to the Lower Lias was recently demonstrated by the rather baffling discovery of *Ichthyosaurus janiceps* in Norian strata of British Columbia (MC GOWAN 1996). In spite of this, the extreme morphological similarity of SMNS 13111 to Lower Liassic *Ichthyosaurus* specimens does strongly indicate that the labelling of the specimen by the KRANTZ company was erroneous, although the possibility that it actually is derived from the Toarcian cannot be categorically denied. The geographic assignment may well be correct. Even though the Whitby area is mainly famous for its Lower Toarcian vertebrate fauna, Lower Liassic strata of Sinemurian age (zone of *Oxynoticeras oxynotum*), which have definitely yielded at least one ichthyosaur specimen, are exposed at Robin Hood's Bay near Whitby (BENTON & TAYLOR 1984).

2.4. Description of the skull No. SMNS 13111

Preservation. – The skull described below – No. SMNS 13111 – is practically complete and well articulated, including the entire mandible and three anterior cervical vertebrae. The atlas-axis complex is not visible. It was probably pushed inside the braincase, indicating that SMNS 13111 is a specimen that became embedded "head first", which is corroborated by the many breaks in the snout region.

The entire skull is strongly compressed laterally, exposing its left side, the bones of the snout – premaxilla and maxilla – the circumorbital series, as well as the quadrate and the entire lower jaw are, however, in a truly marvellous state of preservation and show to a large degree their original shape. The nasals as well as the median row of the skull roof and the dorsal temporal region have suffered severe deformation

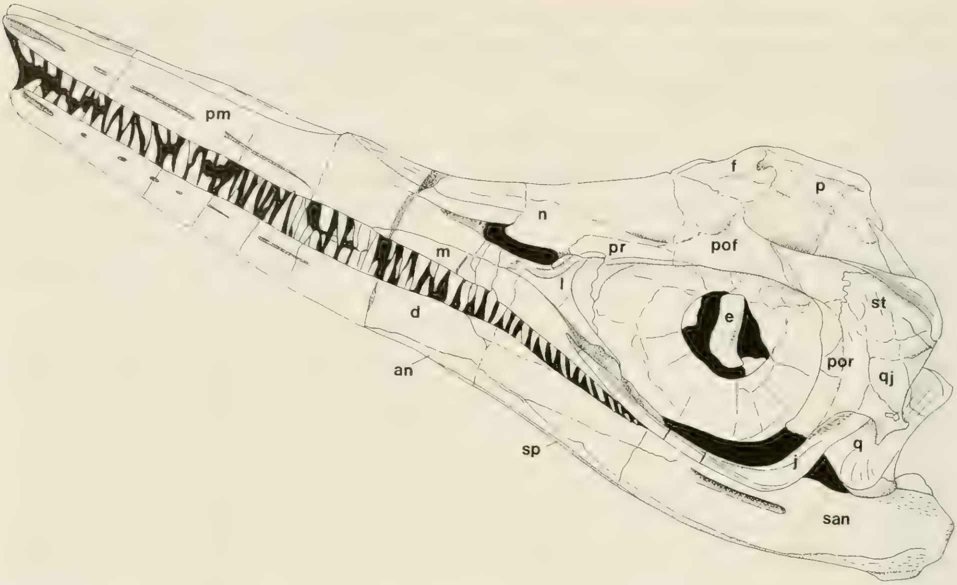


Fig. 1. Skull and mandible of *Ichthyosaurus intermedius* CONYBEARE, 1822, SMNS 13111, from the (probably Lower) Lias of Whitby, Yorkshire (paralectotype of *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922, original of v. HUENE 1922, pl. 19, fig. 2). – x 0,45.
Abbreviations: an = angular, d = dentary, e = epipterygoid, f = frontal, j = jugal, l = lacrimal, m = maxilla, n = nasal, p = parietal, pm = premaxilla, pof = postfontal, por = postorbital, pr = prefrontal, q = quadrate, qj = quadratojugal, san = surangular, sp = splenial, st = supratemporal.

and many breaks are running through the bones, partly obscuring the course of the sutures. The dentition is excellently preserved in both upper and lower jaw, the anterior half of the sclerotic ring is also in a good state. The three cervical vertebrae associated with the skull are exposed from their left sides as well. They are very well preserved but show no noteworthy features.

Preparation of the specimen apparently was done mechanically, but in so excellent manner, that in most regions even finest details of the bone surface are discernible in a way almost never possible in Liassic ichthyosaurs. As it is shown by the remains of the original matrix left in some places, the skull was not extracted from a calcareous nodule, but from very soft marl, which might largely account for its unusual quality.

Premaxilla (Fig. 1). – As usual in all known ichthyosaurs, the premaxilla is an elongated and low bar of bone, forming most of the snout and upper jaw margin. It is in contact with the nasal dorsally, the lacrimal posterodorsally and the maxilla ventrally and posteroventrally. The jugal does definitely not reach the premaxilla. The lateral surface of the bone does not bear the usual deep fossa praemaxillaris seen in most Jurassic ichthyosaurs, where it is expressed as a deep groove that extends from the tip of the snout to the anterior margin of the external narial opening. Instead, in the anterior half of the premaxilla, there are several short, clearly separated furrows which become more or less confluent in the posterior half of the bone, although not reaching up to the anterior narial margin but ending far in front of it.

The processus subnarialis of the premaxilla borders at least the anterior half of the ventral margin of the external naris, probably even the anterior two thirds. The subnarial process is well developed and clearly separates the maxilla from the external narial aperture. It is only 5 mm high at maximum, whereas the maxilla reaches its greatest height of 11 mm below the naris. This might be partially due to a slight dorsal displacement of the maxilla. The suture with the lacrimal cannot be seen clearly, but if correctly interpreted is quite strongly interdigitating. The lacrimal probably overlaps the premaxilla for a short distance. The suture with the nasal can largely be seen very clearly, but it is equivocal in the narial region owing to strong deformation. It seems most probable that the premaxilla borders the anterior and the anterior half of the dorsal margin of the external naris. The suture with the maxilla is clear. It is essentially straight without serrations whatsoever. The jaw margin is formed by the premaxilla for 121, 5 mm. 26 teeth are recognizable, but there were probably much more, 35 being a conservative estimate

Comparison. – Mc Gowan (1973) did not give a detailed description of the premaxilla of *Ichthyosaurus*. Owen (1881: pl. 24) and Mc Gowan (1973: pl. 9) provide, however, useful figures of *Ichthyosaurus communis*. Two well preserved skulls of that species (GPIT 1796/1 and GPIT 1796/2) and a good one of the rare *Ichthyosaurus breviceps* (GPIT 1796/3) in the Tübingen collection also provide useful information. The most conspicuous and important resemblance between SMNS 13111 and *Ichthyosaurus* is the discontinuous and shallow fossa praemaxillaris. Godefroit (1993) explicitly uses this character state as an important diagnostic difference to *Stenopterygius*, which always has a continuous fossa which becomes rather deep posteriorly and is only somewhat irregular at the tip of the snout. After examining more than 100 well-preserved skulls of all known species of *Stenopterygius* from embryos to old adults and more than a dozen skulls of three species of *Ichthyosaurus* I have not found a single exception to this rule. The supra- and subnarial processes of the premaxilla are also similar to what is seen in *Ichthyosaurus*, but *Stenopterygius* is not generally different in that respect, the only difference appears to be that the premaxillary-lacrimal contact below the naris is lost in *Stenopterygius longifrons* (Godefroit 1993, 1994; Maisch 1997) and at least some specimens of *Stenopterygius quadriscissus* (A. Hungerbühler pers. comm.; pers. obs.). It should, however, be noted, that the processus subnarialis tends to be more strongly developed and at least as high as the subnarial portion of the maxilla or even higher in *Ichthyosaurus communis* (Owen 1881; pers. obs.) and in *Ichthyosaurus intermedius* (Conybeare 1822; see Figure 3).

The most conspicuous difference to *Stenopterygius hauffianus* is the fact, that in SMNS 13111 the anterior tip of the premaxilla is not unusually slender or low, and also the teeth are not in the least way diminishing in size towards the tip. These features would alone be sufficient to exclude the specimen from any close relationship with *Stenopterygius hauffianus*. Among the several species of *Ichthyosaurus* recognized by Mc Gowan (1974 a) SMNS 13111 would come closest to *Ichthyosaurus communis* in both the general shape and length of the premaxilla. The premaxillary ratio of SMNS 13111 is 0.39, which is remarkably short but within the range given by Mc Gowan for that species (0.38–0.48). In *Ichthyosaurus conybeari* the ratio is > 0.40 (probably considerably higher), in *Ichthyosaurus breviceps* it is 0.33–0.44, so SMNS 13111 is also within the range of the latter, but both species are very different from both *Ichthyosaurus communis* and SMNS 13111 in the shape of the snout.

Whereas it is very low and exceedingly slender in *Ichthyosaurus conybeari* – reminiscent of forms such as *Stenopterygius longifrons* and *Leptonectes tenuirostris* – it is very short and of more or less triangular shape in *Ichthyosaurus breviceps*, with the premaxilla considerably increasing in height posteriorly, reminiscent of "*Temnodontosaurus*" *eurycephalus* and – to a much lesser extent – *Stenopterygius cuneiceps* and the Triassic species *Ichthyosaurus janiceps*. In summary the structure of the premaxilla is much more similar to *Ichthyosaurus communis* and *I. intermedius* than to any other Liassic ichthyosaur.

Maxilla (Fig. 1). – The maxilla is a small element totally excluded from the narial margin by the processus subnarialis of the premaxilla and the processus ventralis anterior of the lacrimal. It is generally very low, but due to the strong convexity of its dorsal margin becomes relatively higher below the external naris. It only reaches anteriorly beyond the anterior narial margin for about one narial length. The lateral surface is essentially smooth without any conspicuous grooves, ridges or foramina. The sutures with premaxilla, lacrimal and jugal are almost totally straight, no interdigitation of any kind is observable. In its posterior portion the maxilla bears a groove-like facet for the reception of the anteriormost spur of the jugal. Because the first 7 mm of the jugal are missing it is visible that this facet is bordered by a thin dorsal and a somewhat broader ventral ridge.

The ventral margin of the maxilla is markedly concave, so that a slight angle is present between the anterior and posterior halves of the main body of the bone. 26 recognizable teeth are present. This might come close to the actual number, because the maxillary teeth are largely situated lateral to the posterior dentary teeth in the specimen, which are therefore not visible, and the maxillary tooth row appears to be practically completely preserved. It must be noted, that the teeth in the specimen show almost no postmortal displacement, which might be due either to rapid burial or to a firm attachment of the teeth in their respective dental grooves. A long posterior suborbital process of the maxilla is present. It is largely covered by the jugal laterally, but clearly visible when looking on the ventral side of the suborbital bar. It is clearly recognizable up to the middle of the orbit. It is edentulous in its posteriormost 15 mm. The presence of this very delicate and long processus suborbitalis is a remarkable feature.

Comparison. – Mc Gowan (1973) gives no detailed description of the maxilla of *Ichthyosaurus*. Judging from the specimens figured by Conybeare (1822), Owen (1881) and Sollas (1916) and the skulls in the GPIT collection, the maxilla of SMNS 13111 is extremely similar to that of *Ichthyosaurus communis* but even more so to that of *I. intermedius* as figured by Conybeare (1822; see Figure 3). The short anterior extension, the marked increase in height below the external naris – as well as the exclusion from that aperture – and even the slight "kink" in the ventral margin of the bone visible at the point of its greatest height are also features which can be observed in Conybeare's specimen. In *Ichthyosaurus breviceps*, the maxilla appears to be smaller than in *I. communis*, being less more than a short triangular plate, visible below the external naris and not reaching much anteriorly beyond the anterior narial border. This is a clear difference to SMNS 13111 and *I. intermedius*.

In *Stenopterygius*, the maxilla is of variable shape. *Stenopterygius hauffianus* also usually has a very small, but rather high maxilla. In *Stenopterygius quadriscissus*, *S. cuneiceps* and *S. longifrons* the anterior extension beyond the external narial aperture is usually more considerable. A similarity between SMNS 13111 and *S. hauffianus* is the fact, that the maxilla is relatively high below the external naris as compared to the premaxilla. This contrasts with the situation usually seen in *Ichthyosaurus*. The very long and delicate suborbital process of the maxilla is not generally developed in *Stenopterygius*. I have only observed it so far in one juvenile specimen (GPIT Re 1297/1) in which the maxilla also reaches back almost to mid-orbital level. The long suborbital process is also lacking in the *Ichthyosaurus* specimens studied in great detail by SOLLAS (1916) and MC GOWAN (1973) and appears to be a peculiarity of SMNS 13111. CONYBEARE (1822: pl. 16, fig. 8) does, however, figure a skull referred by him to *Ichthyosaurus communis* which shows the same condition as SMNS 13111. The suborbital process is definitely broken off in his type specimen of *Ichthyosaurus intermedius*. It is therefore, in summary, not sure, whether the long suborbital process of SMNS 13111 can be regarded to be of diagnostic value. More complete and well-preserved material is needed to definitely decide this question, but because it is clearly an unusual feature it was included in the above preliminary specific diagnosis. Generally speaking, the maxilla of SMNS 13111 shows clear resemblances to those of *Ichthyosaurus communis* and *I. intermedius* but is not as different from that of *Stenopterygius hauffianus* as from the other species of this genus.

Nasal (Fig. 1). – The nasal is, as usual, a large bone. Its anteriormost portion – as it is visible because of the deformed state of much of the snout – is clearly merging below the premaxilla for a considerable distance. It reaches the surface of the snout ca. 105 mm behind the anterior tip. The nasal forms the posterior half of the dorsal margin of the external naris. It appears to possess a slightly developed processus narialis in the form of a strongly convex, rounded, ventrolateral emargination protruding into the narial opening, but because the whole region around the external naris is considerably deformed, this might be an artifact. Because of the presence of the processus narialis, the posterior portion of the naris is markedly constricted in SMNS 13111.

Posteroventrally the nasals are in contact with the lacrimals and prefrontals, forming more or less straight sutures with both these elements. It is interesting to note that the nasal hardly appears to reach the lacrimal at all, making only a very short sutural contact with that element. A much more complex suture that shows extreme interdigitation establishes the posterior contact with the postfrontal and frontal bones. The sutures are largely beyond recognition, much more so, as the region is strongly deformed, probably by an underlying bone element on which the skull roof bones were tightly pressed and crushed. It is, nevertheless, clear that the nasal almost reaches the parietal on the left side of the skull, coming close to the condition described by GODEFROIT (1993, 1994) as characteristic of *Stenopterygius longifrons* (but also observable in specimens of *Stenopterygius cuneiceps* pers. obs.) and the pattern seen in *Temnodontosaurus trigonodon* (pers. obs.), but no direct contact between these bones appears to be established. This can, however, not be determined with absolute certainty.

The left nasal bears a long and narrow depression near its lateral edge at the level of the prefrontal-postfrontal contact zone. It is bordered laterally by a prominent ridge, formed by a triangular shaped projection of the nasal. This feature appears to be natural rather than caused by deformation. Whether the dorsal depression of the nasals characteristically developed in *Stenopterygius* as an elongate and posteriorly deepening groove and in *Ichthyosaurus communis* as a short and well-marked, rounded deep pit (pers. obs.), best called the excavatio internasalis, was present in one way or the other in SMNS 13111 is not visible because of deformation.

Comparison. – In *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* the nasals are generally quite similar. The extent of the nasals onto the skull roof is variable in *Stenopterygius*. In some species it contacts the parietals (*S. longifrons*, *S. cuneiceps*), whereas in others, such as *S. hauffianus*, it does not. A processus narialis is never clearly developed in *Stenopterygius* or *Ichthyosaurus*, so this feature – if not an artifact – is peculiar to SMNS 13111. The suture between nasal and postfrontal, which is extensive in SMNS 13111, is much shorter in the *Ichthyosaurus* specimens figured by Mc Gowan (1973) but has a considerable extent onto the skull roof in the skull described by Sollas (1916), so this feature is evidently variable in that genus. Whether a foramen internasale, which is allegedly present in *Ichthyosaurus* according to Mc Gowan (1973) (although it has not been observed by Sollas 1916 in his serially sectioned specimen, and one of the Tübingen skulls, GPIT 1796/1, which is three-dimensionally preserved and very well prepared in the crucial area does not show it as well, the internasal suture being totally continuous within the excavatio internasalis) as well as in *Stenopterygius longifrons* according to Godefroit (1993, 1994) was developed in SMNS 13111, is not visible. It should be noted that from my own observations on excellently preserved three-dimensional skulls of *Stenopterygius*, including specimens of *Stenopterygius longifrons*, I cannot confirm Godefroit's observation of a foramen internasale in this taxon. I have never seen clear evidence for such an opening in any adequately preserved *Stenopterygius* skull, and – as noted above – I have also strong reason to believe that – if it exists at all – it is not a constant feature of *Ichthyosaurus* as well.

Lacrimal (Fig. 1). – The lacrimal of SMNS 13111 is a stout bone that largely forms the side wall of the skull between naris and orbit, best called the orbito-narial bar. It possesses two ventral extensions, best termed the processus ventralis anterior and posterior. The processus ventralis anterior apparently reaches the middle of the external naris, but – as described above – the suture with the premaxilla is not clear. The processus ventralis posterior takes part in the formation of the suborbital bar and is situated dorsal to the maxilla and jugal. It reaches back at least to the anterior third and possibly up to the middle of the orbit. It is, however, not clear, whether the apparent posterior extension of the process really belongs to the lacrimal or represents some displaced and deformed palatal bone. From the condition in other ichthyosaur specimens investigated I think that the latter is the more likely interpretation.

The lateral surface of the lacrimal is strongly constricted anteroposteriorly behind the external naris. The posterior margin of the lateral surface of the lacrimal is produced into a strong ridge, posterior to which the lacrimal slopes posteromedially to form the ventral half of the anterior orbital margin. The dorsal part of this sloping surface of the lacrimal is overlapped by a descending lamella of the prefrontal, called here the lamina orbitalis descendens. This condition is also seen in adequately preserved skulls of *Stenopterygius*, but mostly figured and described inaccurately in the literature. Mazin (1988) gives, however, an accurate figure. The prefrontal-lacrimal suture can be plainly seen and the lacrimal sends a small process dorsally, which intrudes into the anteroventral portion of the prefrontal. This lacrimal process separates an anterior lateral projection from the main body of the prefrontal, so that the dorsalmost part of the lacrimal appears to be sandwiched between this anterior process and the lamina orbitalis descendens of the prefrontal. Some 20 mm anterior to the posterior lacrimal ridge described above, the lacrimal apparently bears a deep sulcus which runs parallel to the posterior and posteroventral border of the naris. This structure is possibly a deformational artifact.

Comparison. – The lacrimal of SMNS 13111 compares closely to that of *Ichthyosaurus* as described by Mc Gowan (1973). The posterolateral lacrimal ridge and the short anteroposterior extension of the bone are very similar. The main difference is, that Mc Gowan's specimen lacks the processus ventralis anterior, but from personal observations of articulated *Ichthyosaurus* skulls I am inclined to think that it might be incomplete. This is also confirmed e. g. by the figures given by Conybeare (1822), particularly of *I. intermedius*, where the lacrimal is practically identical to that of SMNS 13111 except for the absence of the – probably artificial – sulcus in the anterior part of the bone apparently present in SMNS 13111. The contact between prefrontal and lacrimal can also be seen to be almost identical to SMNS 13111 in the specimen of *Ichthyosaurus communis* figured by Mc Gowan (1973, pl. 9) which was referred to *I. intermedius* by Owen (1881). The prefrontal does not appear to protrude comparably far ventrally in Mc Gowan's (1973) acid-prepared specimens. This might be due to individual or specific variation, incomplete preservation or preparational damage. In *Stenopterygius*, the lacrimal is also quite short anteroposteriorly, the posterolateral ridge is equally seen in most well-preserved specimens, including *Stenopterygius hauffianus*, and the processus ventralis anterior is usually well developed, so the lacrimal does not really help to elucidate the generic affinities of SMNS 13111.

Prefrontal (Fig. 1). – The prefrontal is – as far as it is visible – a rather small element that forms the dorsal half of the anterior and the anterior portion of the dorsal margin of the orbit. Anteriorly it contacts the lacrimal, as described above. The medial suture with the nasal is practically straight. The posterior contact with the postfrontal is more complex. The prefrontal is overlapped dorsally by the latter element for a considerable distance, thus excluding the postfrontal completely from the anterior half of the dorsal orbital margin. The lateral edge of the prefrontal is produced into a prominent shelf overhanging the orbit, which is separated from the main body of the first third of the bone by a slight depression. The external exposure of the prefrontal can be divided – as noted above – into the main body of the bone, best called pars supraorbitalis, a lamina orbitalis descendens which reaches down at least to the middle height of the orbit, and a small processus anterior which intrudes between the lacrimal and the nasal.

Comparison. – The prefrontal is much overlapped by the surrounding bones – mostly the nasal and the postfrontal and therefore appears to be somewhat variable in its externally visible extent on the skull roof – depending on the quality of preservation – in both *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* (Sollas 1916; Mazin 1988; Mc Gowan 1973; Godefroit 1993; pers. obs.). In both genera it usually forms at least nearly the anterior half of the dorsal orbital margin and possesses the lateral orbital shelf described above. What is unusual in SMNS 13111 is the fact, that the prefrontal almost totally excludes the lacrimal from the nasal. A similar condition is, however, rarely observed both in *Ichthyosaurus communis* and *Stenopterygius* (pers. obs.) so this feature cannot be considered as taxonomically important. The ventral extent of the lamina orbitalis descendens is also similar in both genera. It is much more considerable in some other taxa, particularly *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. Huene, 1931) (Maisch & Hungerbühler 1997), where it almost reaches the ventral orbital margin.

Postfrontal (Fig. 1). – The size of the postfrontal is considerable. The bone appears much larger than the prefrontal. It forms the whole posterior half of the dorsal orbital margin and the entire anterior and – as far as it can be assessed – the whole anterior half of the lateral border of the fenestra temporalis. As described above, the sutures in the central portion of the skull roof are not clear because of deformation. Nevertheless, there is no doubt that the postfrontal reaches the frontal, although the zone of contact is not extensive. In lateral view, the postfrontal's posterior border apparently forms most of the bar between orbit and fenestra temporalis, but because e. g. in *Stenopterygius* there is generally a considerable overlap between postfrontal and supratemporal (pers. obs.), this must not really be the case. Generally the structure of the postfrontal is very similar to the situation described by Mazin (1988) in *Stenopterygius longifrons*, where the postfrontal also contributes considerably more to the formation of the lateral border of the fenestra temporalis than the supratemporal and is of very considerable extent. The postfrontal-supratemporal suture is clear in SMNS 13111 and shows a very complex interdigitation between these two bones. Contact with the postorbital is established posteroventrally only for a very short distance, the suture being quite simple. Like the prefrontal, the postfrontal also forms a prominent lateral shelf – the two shelves being in fact totally continuous – which laterally overhangs the orbit.

Comparison. – The postfrontal is not as different from Mc Gowan's (1973) acid-prepared specimens as it would seem if one compares his fig. 37. In fact, the bone is practically identical in shape and relationships to what is usually seen in articulated skulls of *Ichthyosaurus*. It is different from the majority of *Stenopterygius* species because of its very diminutive contact-zone with the frontal. *S. longifrons* and *S. cuneiceps* are, however, even more extreme in this respect, because in these species the contact between these two bones is totally lost. No taxonomically relevant information can thus be at present deduced from the postfrontal.

Postorbital (Figs. 1, 2). – The postorbital is incompletely preserved in this specimen. Its ventralmost portion is absent. The remaining portion forms the posterior margin of the orbit. Anterodorsally it is in short contact with the postfrontal and forms a long and posteroventrally curving suture with the quadratojugal and – at least originally – the squamosal, an element which can not be identified unequivocally in the specimen (see below). The prominent ridge that normally marks the dorsal zone of contact with the latter bones is not clearly visible because of the crushing of the whole temporal region. Generally, the postorbital is composed of two portions, a slender, massive bar of bone (pars postorbitalis) at the margin of the orbit and a thin posterior sheet which extensively overlaps the anterior portion of the quadratojugal (lamina posterior). The two parts are almost of equal size and width. It is interesting to note, that the lamina posterior apparently ends at the height of the ventral border of the quadratojugal, the anterior bar of the postorbital extending further ventrally for a considerable distance.

Comparison. – The postorbital confirms totally to Mc Gowan's (1973) description, with the one exception that the lamina posterior is slightly more developed in SMNS 13111. This is, however, the usual condition, as it is confirmed by Sollas (1916), Watson in Romer (1968) and pers. obs. It is noteworthy that Sollas (1916) describes a long posterodorsal process of the posterior lamina of the postorbital in his specimen. A similar shape of the postorbital was described by Sander (1989) in the Middle Triassic shastasaurid *Cymbospondylus buchseri*, and by Mazin et al. (1991) in the presumably Lower Triassic *Thaisaurus chonglakmanii*, in which the postorbital even is said to separate the supratemporal from the postfrontal (a condition otherwise not seen in any ichthyosaur, except for possibly *Grippia longirostris* and – strangely enough – the sectioned *Ichthyosaurus* skull described by SOLLAS in 1916!). It therefore appears to be an unusual and possibly primitive structure in ichthyosaur skulls. It is not mentioned to be present in the material studied by MC GOWAN (1973) and I have not observed anything similar in any *Ichthyosaurus* skull. The posterior lamina is also usually seen in *Stenopterygius*, although the postorbital is generally somewhat more slender, which corresponds to the shortening of the entire postorbital skull segment in this genus relative to *Ichthyosaurus*, and in this respect SMNS 13111 comes a little closer to the latter genus, although this resemblance is not a very important one.

Jugal (Fig. 1, 2). – The jugal is the usual slender bar of bone forming most of the ventral margin of the orbit. As described above, it contacts the maxilla and lacrimal anteriorly. It is a dorsoventrally compressed bar for most of its length but flares out somewhat dorsoventrally at the posteroventral corner of the orbit. It then curves upwards at an angle of 75° to 80° to the long axis of the skull and thereby forms a prominent "corner" very characteristic of most ichthyosaur skulls. For most of its length, the jugal bears a lateral ridge which divides into a dorsal and ventral ridge on the bone's broadened posterior portion. The ascending postorbital ramus of the jugal bears an anterior facet for the postorbital, the posterodorsal end of the bone is not preserved. The jugal is clearly in contact with the quadratojugal. The nature of this contact is, however, not completely obvious in the specimen, because the jugal appears to have slightly been displaced posteroventrally. It was by no means very extensive.

Comparison. – The jugal of SMNS 13111 is remarkable for its extremely slender and fragile build, in which respect it even surpasses most *Stenopterygius* skulls examined. The most considerable difference lies in the region where the ramus suborbitalis merges into the ramus ascendens (postorbitalis). This region is normally somewhat expanded in *Stenopterygius*, often by means of a small posteroventral flange, which is most conspicuous in fully adult individuals (MAISCH 1997). In SMNS 13111 this expansion is almost totally absent, which is more reminiscent of the situation in *Ichthyosaurus*, although a similar expansion can occur in large specimens of *Ichthyosaurus communis* (cf. e. g. CONYBEARE 1822). The dorsoventral compression of the jugal is, however, as GODEFROIT (1993) also noted, a feature normally distinguishing *Stenopterygius* from *Ichthyosaurus* and in this respect SMNS 13111 comes closer to the former. It is, however, not as considerable a difference as GODEFROIT assumes. The suborbital portion of the jugal in *Ichthyosaurus* e. g. cannot be described adequately as being "laterally compressed", because it is rather a more or less circular rod of bone for most of its length (cf. the cross-sections in SOLLAS 1916). The jugal figured by CONYBEARE (1822) in his type skull of *Ichthyosaurus intermedius* appears – judging from his illustration – extremely similar to that of SMNS 13111 (compare Figures 1 and 3), except that it has a much shorter anterior extension and ends below the anterior third of the orbit. This is almost certainly a misinterpretation, because in all other *Ichthyosaurus* skulls examined the jugal reaches at least to the level of the anterior orbital margin.

It is very noteworthy, that in *Stenopterygius* the jugal usually clearly extends a considerable distance beyond the anterior orbital margin and reaches at least the middle of the orbito-narial bar, whereas in *Ichthyosaurus* it does normally not extend beyond the orbit (this is, however, a variable feature the value of which is further limited because the jugal is one of the bones most easily displaced in compressed or even slightly disarticulated ichthyosaurian skulls). In this respect SMNS 13111 is clearly more similar to *Ichthyosaurus*. The very considerable depth of the jugal-quadratojugal notch brought about by the peculiar shape of the clearly offset, bar-like processus quadratus of the latter bone in *Ichthyosaurus*, and even more amplified in SMNS 13111 because of the dorsoventral shortening of the quadratojugal and the long and slender ramus ascendens of the jugal, which is almost perpendicular to the ramus suborbitalis, are further important features of SMNS 13111 which show its close affinities to *Ichthyosaurus*. Nothing similar was observed by me in any well-preserved *Stenopterygius* skull. It is, however, clearly approached by *Ichthyosaurus communis*, a fact that is well shown by articulated skulls of that species, and particularly the type skull of *Ichthyosaurus intermedius*, where the origin of the processus quadratus of the quadratojugal is equally situated at mid-orbital height (cf. CONYBEARE 1822, see Fig. 3). In summary it is therefore clear that the jugal of SMNS 13111 speaks much in favour of assigning the specimen to *Ichthyosaurus*.

Frontal (Fig. 1). – The frontals are small elements situated at the level of the anterior end of the fenestra temporalis or at half the length of the orbit respectively. They are much mutilated by lateral compression and it is not even unequivocal where the foramen parietale and the median suture are situated. Generally, most sutures in the whole region are difficult to discern. The naso-frontal suture is satisfactorily visible and the suture with the parietal appears to be represented by a rather straight line that curves gently in an anterolateral-posteromedial direction. The frontals taken as a unity send a lanceolate process anteriorly which separates the nasals for a considerable distance. The latter in turn extend backwards in the form of triangular processes which intrude between frontals and postfrontals.

Comparison. – As with the prefrontal, the extent of the frontal on the dorsal side of the skull roof in both *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* depends on how much of the overlapping bones is preserved, because the frontal is more or less considerably covered by the surrounding bones (SOLLAS 1916; MC GOWAN 1973; GODEFROIT 1993). In some specimens of *Stenopterygius longifrons*, the frontals are almost invisible on the dorsal skull roof, because they are reduced to extremely narrow strips of bone (GODEFROIT 1993, 1994; pers. obs.). Normally, however, the frontals are small, more or less lanceolate elements in that genus, forming the anterior and in many cases the lateral borders of the foramen parietale. This is especially true for *Stenopterygius hauffianus* and *Stenopterygius quadriscissus*, where the frontals are of "normal" size and establish a comfortable contact with the postfrontals (GODEFROIT 1994 and pers. obs.). In *Ichthyosaurus* the extent of the frontals is also variable, but usually they appear as very small rounded elements practically surrounding the entire foramen parietale. The investigations of both SOLLAS (1916) and MC GOWAN (1973) are very instructive concerning the discrepancy between the apparent and the real extent of the interorbital skull roof bones in *Ichthyosaurus*. An important difference between *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* is, that in the latter genus the frontals are normally elevated considerably above the general surface of the interorbital skull roof. This can only be seen adequately in three-dimensionally preserved specimens. SMNS 13111, which is strongly compressed laterally, shows small frontals which are, however, not strip-like but rounded. The parietals, which are better preserved, appear to have a totally continuous median suture which indicates that the foramen parietale was situated entirely within the frontals, as usual in *Ichthyosaurus*, but similar specimens of *Stenopterygius* – particularly *Stenopterygius quadriscissus* – do exist (e. g. SMNS 51515, a three-dimensional skull which also shows the frontal elevation in a perfect manner) and evidence is therefore rather equivocal.

Parietal (Fig. 1). – The parietals are large elements which form most of the medial borders of the fenestrae temporales. Both the left and the medial portion of the right parietal are visible. The median parietal suture is very distinct. It is bordered by slightly raised margins and takes a rather strongly sigmoidal course. The parietals are very compressed and numerous cracks run through the bones, so the suture with the ramus medialis of the supratemporal is not completely clear, but can be guessed at with a great degree of certainty from the general shape of the bones. It appears as if the supratemporals reach far towards the midline of the skull, as it is also the case in specimens of *Stenopterygius longifrons* investigated (such as SMNS 9130 and SMNS 18012 determined by me and herewith referred to this species) but not recorded in *Ichthyosaurus* by either SOLLAS (1916) or MC GOWAN (1973). One of the skulls of *Ichthyosaurus communis* in the GPIT collection (1796/1) shows, however, also a remarkably long ramus medialis. In lateral view the parietal is a more or less triangular, posteriorly inclined plate. A conspicuous ridge is visible at about the half of its length on the portion of the left parietal forming the medial temporal wall. This might be a preservational artifact. As described above, the parietal forms a small medial anterior process which is almost reaching the nasal.

Comparison. – Although they are not too well preserved, the parietals of SMNS 13111 are clearly relatively short and broad elements. The parasagittal ridges along the suture, which is not essentially straight but rather somewhat interdigitating and curved, are considerably roughened. The bone does not reach far forwards alongside the frontal, but is ending in a rather straight transversal suture anteriorly. All these features are found in *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* specimens, but the parietal appears to be generally a little more slender and elongate in dorsal view in the majority of *Stenopterygius* skulls investigated, than it probably was in SMNS 13111, and the median suture is generally straighter. This is especially true for well preserved specimens of *Stenopterygius hauffianus*. These features do, however, not appear to be of great taxonomic value, as they are rather variable. The shape of the bones and the apparent course of the suture in a compressed specimen such as SMNS 13111 are at any rate not very reliable characters, anyway.

Supratemporal (Fig. 1). – The supratemporal in SMNS 13111 is a large element that forms part of the posterior and posterolateral border of the fenestra temporalis. Its sutures with the postfrontal and postorbital are completely clear and have been described above. The ramus medialis is stout in its lateral, but slender and rodlike in its medial portion. The ramus anterior is practically non-existing in external view. The bone is probably largely overlapped by the postfrontal. The extent and shape of the posteroventral part and ramus occipitalis of the supratemporal are impossible to determine with certainty and the ventral suture of the bone cannot be followed unequivocally because the entire dorsal cheek region is practically destroyed, because it was pressed onto a displaced bone of the braincase, possibly a stapes or opisthotic, the contours of which are clearly visible through the dermal skull bones. It is therefore also not possible to tell unequivocally whether SMNS 13111 originally possessed a separately ossified squamosal. The presence of this bone which has now been identified in a large number of Triassic and post-Triassic taxa, e. g. *Stenopterygius longifrons* (Owen 1881; Fraas 1891; v. Huene 1952; Godefroit 1993, 1994; Maisch 1997) and *Ophthalmosaurus icenicus* (Maisch in press b) has yet to be unequivocally demonstrated in *Ichthyosaurus*. In SMNS 13111 no clear traces of it are seen, but it is clearly present e. g. in the well preserved skull GPIT 1796/1, so that there is little doubt that a separate squamosal was also usually present in *Ichthyosaurus*. The bone labelled "squamosal" in SMNS 13111 by v. Huene (1922) is in fact the lamina posterior of the postorbital.

The lateral rim of the fenestra temporalis is considerably roughened and forms a conspicuous ridge that overhangs the lateral wall of the cheek. This is a general feature of well preserved *Stenopterygius* and *Ichthyosaurus* skulls. The ridged portion of the bone was interpreted as the entire supratemporal in SMNS 13111 by v. Huene (1922) and a suturelike crack is actually visible below the anterior end of the ridged area, but it cannot be followed posteriorly so it is concluded that no division is actually present.

Comparison. – SMNS 13111 differs from most specimens of both *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* in the extreme shortness of the externally exposed ramus anterior of the supratemporal. The long and slender process described by Mc Gowan (1973) to be present in that position in *Ichthyosaurus* is not developed. In *Stenopterygius* the anterior extent of the supratemporal is rather variable, as is the exact course of the anterior suture of that bone, but it also usually extends much further anteriorly than in SMNS 13111, which in this respect comes closest to the species currently known as "*Leptopterygius*" *integer* (Bronn, 1844) and particularly some specimens of *Stenopterygius longifrons* (Mazin 1988; pers. obs.). The strong development of the dorsolateral supratemporal ridge also is a remarkable feature and I cannot recall having seen it so well developed in any other Liassic ichthyosaur skull. Therefore, in summary, the structure of the supratemporal appears to be quite peculiar in SMNS 13111 and might even prove to be a diagnostic feature when more material becomes available.

Quadratojugal (Figs. 1, 2). – It cannot be made out whether the lower part of the cheek region is made up of one or two bones in SMNS 13111, so the entire area is here described under the heading "quadratojugal". The extent of this bone cannot be determined completely in SMNS 13111, but its suture with the postorbital is clear. The bone possesses an unusually strong and markedly curved posteroventral process that is situated at the level of the preserved dorsal end of the ramus ascendens of the jugal and protrudes 5 mm beyond the posterior margin of the main body of the quadratojugal. This process establishes contact with the quadrate anterodorsal to the latter's condylar area, the contact surface is concave on the quadratojugal. The processus quadratus is situated far more dorsal than in most other ichthyosaurs, at about mid-orbital height. Dorsal to the processus quadratus the posterior rim of the quadratojugal, which forms the anterior margin of the foramen quadrati between quadratojugal and quadrate, is strongly concave, indicating that the foramen was of considerable size. The ventral border of the bone, as far as it is visible, is slightly concave anterior to the processus quadratus, so that the latter is clearly set off from the main body of the bone as a short posteroventrally directed strut. The entire quadratojugal is very short dorsoventrally and its area of contact with the ramus ascendens of the jugal cannot have been extensive.

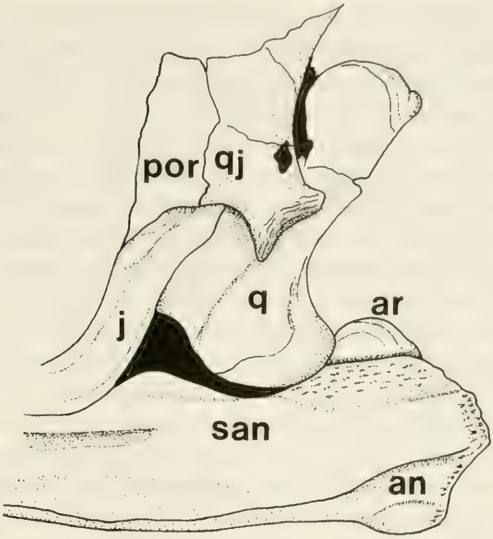


Fig. 2. Sketch of the cheek region of SMNS 13111 in more detail and under a slightly different angle. Not to scale. Abbreviations: ar = articular, otherwise as in fig. 1.

Comparison. – The very short quadratojugal with its strut-like and clearly offset, totally posteroventrally directed processus quadratus, which bears a distinct, somewhat concave facet for contact with the quadrate, and the extreme depth of the jugal-quadratojugal notch are all features which most clearly indicate a close relationship between this specimen and *Ichthyosaurus*. Except for its extreme shortness, the quadratojugal of SMNS 13111 agrees well with the descriptions of Watson in Romer (1968) and Mc Gowan (1973), and personal observation as well as the literature (Owen 1881) show, that articulated skulls of *Ichthyosaurus communis* possess a cheek region which is virtually identical to that of SMNS 13111. The best figure of an isolated quadratojugal of very characteristic shape, showing all the peculiarities of this bone in *Ichthyosaurus* in almost overexaggerated form, is given by Sollas (1916), but already Conybeare (1822) and Owen (1881) have provided very good figures. The type specimen of *Ichthyosaurus intermedius* comes even closer to the condition exhibited by SMNS 13111 than *Ichthyosaurus communis* in that the processus quadratus is also situated at half orbital height in that specimen. This is a peculiarity shared by the two specimens which I consider to be of diagnostic value at the specific level.

Stenopterygius – in contrast to this – has a quadratojugal which is much narrower anteroposteriorly than in *Ichthyosaurus* and SMNS 13111 because of the shortening of the postorbital skull segment. The processus quadratus is generally similar but different in detail from that in *Ichthyosaurus*. It is directed more posteromedially instead of posteroventrally and is not as clearly set off from the rest of the bone, because the ventral margin of it is not more or less concave as in *Ichthyosaurus* but quite straight or even somewhat convex, an important feature already noted by v. Huene (1951). The process in both genera rests in a well-marked facet on the anterolateral surface of the quadrate, which is not far above the condylar area. Contact must have been established further dorsally in SMNS 13111 and probably also in CONYBEARE's skull of *Ichthyosaurus intermedius*. In *Stenopterygius*, the processus quadratus is in its entirety rather hook-shaped with a concave dorsal border (see MAISCH 1997, fig. 4), and not so strut- or bar-like as in *Ichthyosaurus*, coming closer to what is seen in *Temnodontosaurus* and *Eurhinosaurus*, although shorter – in correlation to the narrower occipital width of the skull in *Stenopterygius* – and weaker – which might be correlated to absolute size. All these features have in large parts already been recognized by v. HUENE (1951). The shape and relationships of the quadratojugal in SMNS 13111 are, in summary, strongly indicative of the specimen belonging to the genus *Ichthyosaurus*.

Quadrate (Figs. 1, 2). – The quadrate is not visible in its entirety. It is partly covered by the jugal and quadratojugal, but because of posteroventral displacement most of it can be seen, more in anterior than in lateral view. It is a more or less flat plate of bone with a slightly thickened dorsal and a considerably thickened ventral edge, the latter representing the condylar area. The dorsal flange is quite broad and short. The articular surface is situated on both the ventral and posteroventral edges of the bone, but as MC GOWAN (1973) has demonstrated in *Ichthyosaurus*, probably only the posterior portion was in contact with the articular. The condyle itself is convex anteroposteriorly and more or less flat mediolaterally, being clearly separated from the anterior and posterior surfaces of the bone. The lateral edge of the quadrate is very thin and sharp-edged, and the whole dorsal blade slightly curves posteriorly, thus forming the posterior margin of the foramen quadrati. This curvature is, however, far less considerable than in most other ichthyosaur skulls examined. The quadrate of SMNS 13111 is very similar to the left quadrate described and figured by E. FRAAS (1891, p. 14, pl. 5, fig. 5) from the Upper Lias of Whitby as belonging to "*Ichthyosaurus quadriscissus*" and later referred to as "Ichthyosauria gen. et sp. indet." by MC GOWAN (1978, p. 1155).

Comparison. – The quadrate of SMNS 13111 clearly differs from that described and figured by MC GOWAN (1973) in having a somewhat more expanded dorsal blade and a very narrow lateral edge. In this respect, as well as in its general gracile build and little posterior curvature, it is also quite different from all *Stenopterygius* specimens investigated, in which the lateral edge of the bone is also rather broad and bluntly rounded. The thin and fragile dorsal flange of the quadrate is therefore a peculiarity of SMNS 13111 and considered here as a diagnostic character.

Epipterygoid (Fig. 1). – None of the occipital, brain case and palatal bones are visible or identifiable in SMNS 13111 except for a fragment of bone lying within the interior aperture of the sclerotic ring. This is very probably the ventral portion of the left epipterygoid which in that case would have been rotated for 180°, showing its medial surface. It is practically identical to the epipterygoid figured by MC GOWAN (1973) in *Ichthyosaurus* and clearly differs from the epipterygoid of *Stenopterygius longifrons*, described by v. HUENE (1949) by the lack of a pronounced posteroventral heel.

Dentary (Figs. 1, 2). – The dentary – which is by far the most extensive and longest bone of the mandible in lateral aspect – possesses a series of longitudinal furrows similar to those seen in the premaxilla. The first, right at the anterior end of the bone, is rather a groove 12 mm long, but there follow three much shorter depressions which have much more the appearance of foramina, and there can be little doubt that they served for the transmission of nerve fibres and/or blood vessels. Behind these, there are three more grooves of 3, 8 and 20 mm in length respectively. The third of them ends 103 mm behind the anterior tip of the dentary. Further posteriorly there is no furrow or depression at all and the lateral surface of the dentary is completely smooth. The dentary bears 30 visible teeth, but the posterior part of the tooth row is obscured by the maxillary teeth, and probably more than 45 are actually present. They are in a truly excellent state of preservation. The posterior sutures with the surangular and angular, which are somewhat serrated, are perfectly visible. The dentary reaches back to the level of the middle of the orbit with a posterodorsal spur that overlaps the anterodorsal edge of the surangular. The dentary terminates at exactly the same point where the maxilla ends in the upper jaw.

Comparison. – The dentary of SMNS 13111 is clearly most similar to that of *Ichthyosaurus communis* and *Ichthyosaurus intermedius*. It differs considerably from *Stenopterygius* in the lack of a continuous fossa dentalis. This fossa is – as the fossa praemaxillaris – a well-developed deep groove in *Stenopterygius*; a feature which does not exhibit any considerable variation. The fossa dentalis reaches back almost to the posterior end of the dentary and is therefore nearly confluent with the fossa surangularis in *Stenopterygius*. This condition is not shown in any *Ichthyosaurus* skull known to me or described in the literature, instead there is a more or less discontinuous system of short and often somewhat anastomosing grooves, furrows and foramina in the dentary of that genus, usually arranged more or less roughly in a row. This was already well illustrated by Owen (1881).

The dentary of SMNS 13111 is very different from that of *Stenopterygius hauffianus* in that it is not nearly as gracile and slender in its anteriormost portion as it is typical of this species, and the anterior dentary teeth are not considerably smaller than those in the more posterior sections of the lower tooth row. All this evidence taken together with the similar situation concerning the premaxilla (see above) provides the strongest arguments against any close relationship of SMNS 13111 to *Stenopterygius* in general and *Stenopterygius hauffianus* in particular (it should be noted that immature specimens such as GPIT Re 1297/1, probably referable to *Stenopterygius quadriscissus*, show an anterior snout region totally similar to what is typically seen in *Stenopterygius hauffianus*, they are, however, easily distinguishable by their proportionally much longer snouts).

Splenial (Fig. 1). – In lateral view the splenial, which is a very large element on the medial side of the ichthyosaurian mandible in general, is only visible as a narrow spur of bone on the ventral edge of the jaw from about the middle of the orbit to the anterior edge of the naris.

Angular (Figs. 1, 2). – The angular is seen in lateral view as a rather thin strip of bone which forms the ventral jaw margin from about mid-orbital length to the posterior extremity of the mandible. Anteriorly it – externally – contacts the dentary and splenial, dorsally the surangular. In its posteriormost portion the angular becomes somewhat higher in lateral view, but forms far less than one third of the height of the posterior portion of the lower jaw. There is also no strong curvature of the surangular-angular suture at about the level of the coronoid process. Instead, the suture merely takes a somewhat sigmoidal course in that area. The angular appears to form a slight ventrolateral projection of 15 mm in length at its posterior end, which might be a preservational artifact. The posterior and posteroventral edges of the angular are roughened, probably due to insertion of the musculus pterygoideus.

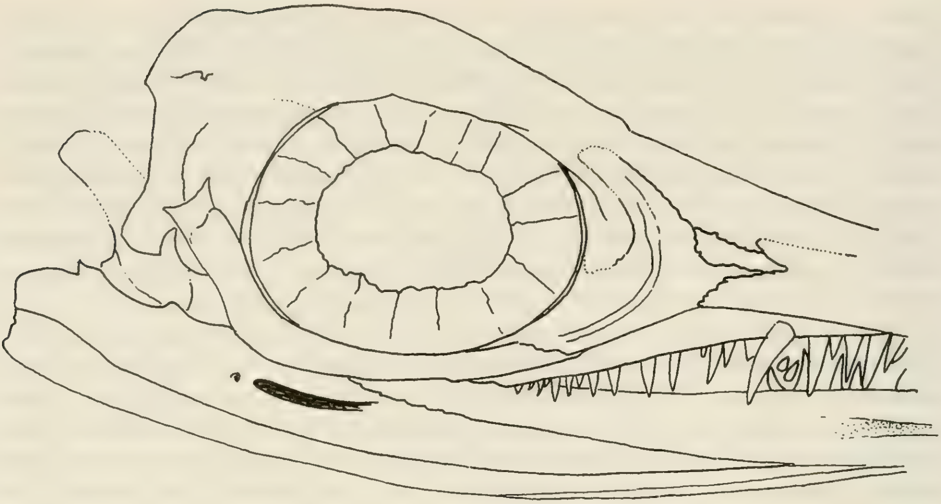


Fig. 3. Sketch of the holotype skull of *Ichthyosaurus intermedius* Conybeare, 1822; redrawn from Conybeare (1822). – x 0,45 (teste Conybeare).

Comparison. – A very conspicuous difference between *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* in the morphology of the lower jaw is the fact that the surangular-angular suture in the latter genus curves strongly dorsally at about the level of the coronoid process, so that in the posteriormost portion of the lower jaw practically the entire ventral half of the lateral mandibular surface is formed by the angular. In *Ichthyosaurus* the angular-surangular suture more or less parallels the ventral margin of the mandible for its entire length and curves dorsally only very slowly, so that even at the posterior end of the lower jaw the angular usually forms half of the lateral mandibular surface at maximum. At any rate, the conspicuous kink of the suture so characteristic of *Stenopterygius* – it appears to be present in all adequately preserved specimens investigated, which are more than 100, independent of the stage of ontogenetic development – is never developed in *Ichthyosaurus*. It is evident, that in this respect SMNS 13111 is much more similar to *Ichthyosaurus* than to *Stenopterygius*.

Surangular (Figs. 1, 2). – The surangular of SMNS 13111 is excellently preserved. It is remarkable that the lateral deep groove usually present in ichthyosaurs – best termed the fossa surangularis – which is situated at probably half the height of the laterally exposed surface of the bone, is very short, only 30 mm in length, in the present specimen. It starts at the mid-orbital level where contact with the posterodorsal spur of the dentary is established, and ends very abruptly posteriorly. It is demarcated for its entire length by a conspicuous dorsal ridge and a ventral lateral convexity of the surangular. The function of this groove is not clear. It was probably no area of muscle attachment since the dorsal ridge which borders it does also overhang it to some degree and the muscle fibres approaching it dorsally would have to wrap around that ridge. There are also no scars or roughenings visible. The fossa surangularis is pierced by foramina in *Ichthyosaurus* (Mc Gowan, 1973), but this is not generally the case. Foramina of this kind do not appear to be found in *Stenopterygius*, as well as in *Ophthalmosaurus*, but they definitely occur in *Temnodontosaurus*

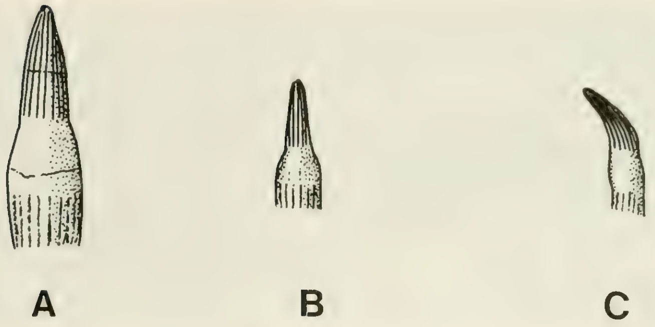


Fig. 4. SMNS 13111. A: premaxillary tooth, B: middle maxillary tooth, C: posterior maxillary tooth. About twice natural size.

trigonodon (pers. obs.). The posterior – retroarticular – portion of the surangular is strongly roughened in a similar way as the posteroventral portion of the angular, indicating an area of muscle attachment, probably of the musculus depressor mandibulae. The coronoid process of the surangular is not visible, because it is covered by the expanded posteroventral portion of the jugal, but it is obvious that the dorsal contour of the surangular is markedly ascending in its direction, indicating that it was well developed.

Comparison. – The surangular of SMNS 13111 is more similar to *Ichthyosaurus* than to *Stenopterygius* because of the presence of a very short fossa surangularis which is practically confined to the middle third of the lateral exposure of that bone and is deepest below the processus coronoideus. The same is described for *Ichthyosaurus* by Mc Gowan (1973) and was already well figured by Conybeare (1822) and Owen (1881). In *Stenopterygius* the fossa surangularis extends usually much further anteriorly. It is often not very clearly demarcated in its posterior part but becomes gradually shallower. This must, however, not be the case. It is almost confluent with the fossa dentalis in all specimens examined. The posterior extent of the fossa surangularis is comparable in both genera. Unfortunately it is not visible in SMNS 13111 if there were any foramina piercing the fossa surangularis. The small foramen posterior to the fossa which is shown in the type skull of *Ichthyosaurus intermedius* (Fig. 3) is clearly absent.

Articular (Figs. 1, 2).- Only a slight dorsal portion of the articular is visible. It shows a slightly concave lateral surface and a roughened and narrow dorsal and posterodorsal edge.

Sclerotic plates (Fig. 1). – The enormous sclerotic ring which appears to be practically entirely filling the orbit (which is, however, an incorrect impression caused by flattening, cf. Mazin 1988) is quite well preserved, but its posterior half is somewhat distorted and its anterior half completely flattened. It consists of at least 15 plates, probably more, the exact number is not determinable because the dorsal and posterodorsal plates are too damaged to count reliably. Inside the sclerotic ring there is a slender rod of bone 21 mm long and 8 mm broad, identified above as the left epipterygoid. The internal opening of the sclerotic ring is of moderate size, about one third the diameter of the orbit. The sclerotic plates themselves are of the usual

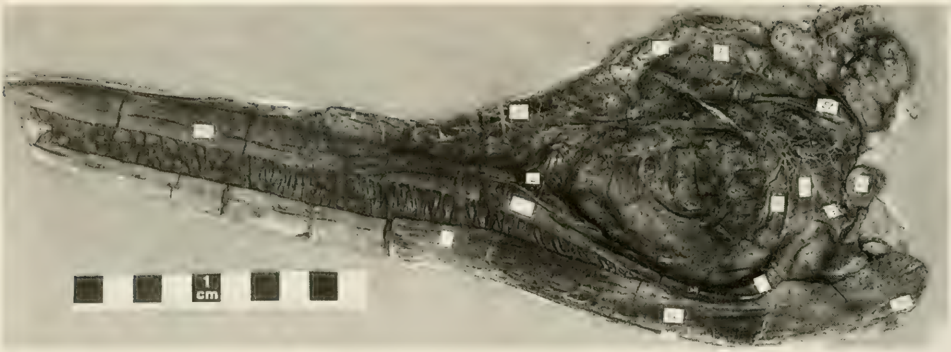


Fig. 5. Photograph of SMNS 13111. Scale bar 100 mm.

form bearing fine radial striations. They considerably overlap each other and show serrated sutures.

Comparison. – The internal diameter of the sclerotic ring in relation to the length of the lower jaw is about 0.89 in SMNS 13111. This is in excess of what is seen in practically all specimens of *Stenopterygius* and at the extreme margin of variability recorded for *Stenopterygius hauffianus* (0.084 +/– 0, 0043) by Mc Gowan (1973). It is, however, a normal value for a specimen of the genus *Ichthyosaurus*. In *Ichthyosaurus communis* e. g. the ratio can far exceed 0.095 (Mc Gowan 1974a).

Dentition (Figs. 1, 4). – The teeth of SMNS 13111 are closely spaced in both upper and lower jaws. The tooth rows appear to be totally complete. Replacement teeth are frequently seen. Most teeth are not displaced in any way, thus not the least sign of tooth reduction can be recognized. In the posterior part of the maxilla the upper teeth considerably diminish in size. They are only half as big as the anterior premaxillary teeth and also strongly recurved (Fig. 4 C), whereas the more anterior teeth in both jaws are essentially straight, showing only a slight lingual curvature (Fig. 4 A-B). The enamel of the crowns is heavily crenulated, but there is no development of mesial or distal carinae. There is a distinct smooth, unsculptured "neck" between the striated crown and the equally striated root. The roots appear to be slightly, but sometimes, especially in the maxillary dentition, rather abruptly expanded (Figure 4 B). The dentition of SMNS 13111 obviously represents an almost ideal device to catch slippery and actively struggling prey.

Comparison. – The teeth of *Ichthyosaurus* have been well described by numerous authors (e. g. Conybeare 1822; Owen 1881; v. Huene 1922; Mc Gowan 1973, 1974 a). In *Ichthyosaurus communis* and *I. breviceps* they are rather stout and conical in shape, bear very heavy striations and have considerably expanded roots. They are somewhat more slender and delicate in the tenuirostrine *Ichthyosaurus conybeari*. The very long and slender teeth of SMNS 13111 with their only slightly but rather abruptly expanded roots and their well-marked but not unusually heavy striations are therefore not typical of the genus. They are admittedly more typical of teeth seen in some species of *Stenopterygius*, particularly *S. longifrons* and juveniles of *S. quadriscissus*, although these tend to be less coarsely sculptured. The dentition is – as already noted – very different from that of *S. hauffianus*, however, because the teeth do not decrease markedly in size towards the tips of the jaws, as it is characteristic of that species.

The shape of the teeth definitely is practically identical to those described, figured and considered diagnostic of *Ichthyosaurus intermedius* by CONYBEARE (1822), and they provide a strong argument for identification of SMNS 13111 with that species. The very high number of maxillary teeth – 26 – is, according to MC GOWAN (1974a) by far in excess of what is known of all hitherto described species of *Ichthyosaurus*, except for *Ichthyosaurus conybeari* which is known to have more than 18 teeth in the maxilla, the maximum number recorded in *I. communis* (MC GOWAN 1974a). In *Stenopterygius hauffianus* I have personally never observed more than 15 maxillary teeth, and this might come close to the maximum number present in that species. MC GOWAN, however, appears to have overlooked the fact that CONYBEARE's figure (1822, pl. 17, compare Fig. 3) of *Ichthyosaurus intermedius* shows 18 maxillary teeth still in place and – judging from the gaps present in the tooth row of that specimen, which shows a dentition far more disturbed than does SMNS 13111 – it is evident that at least seven more teeth must have been present originally (compare Figure 3). This would provide CONYBEARE's specimen with a maxillary tooth count of certainly > 20 (some of the smaller teeth actually might only represent replacement teeth), which is much closer to SMNS 13111 than that of any other *Ichthyosaurus* specimen I know. It is therefore not only the shape, but also the number of teeth which link the two specimens. It should be noted that CONYBEARE's specimen shows the same abrupt size decrease of the suborbital teeth, which also appear to be slightly recurved, as in SMNS 13111 (cf. Fig. 3).

3. Discussion

From the above description and comparison of SMNS 13111 it is obvious that the specimen has much more in common with *Ichthyosaurus* than with *Stenopterygius*. Only the dorsoventral flattening of the ramus suborbitalis of the jugal and the relatively high maxilla can be cited as features more similar to the latter genus. In contrast to this, the discontinuous and short fossa dentalis and fossa praemaxillaris, the short anterior portion and long processus suborbitalis of the maxilla, the slenderness, anterior extent and general shape of the jugal, the structure of the entire cheek region of the skull, particularly the quadratojugal and its characteristically shaped processus quadratus, the shortness of the fossa surangularis and the lowness of the posterior portion of the angular as well as the course of the angular-surangular suture and the shape of the teeth are all features which do occur very similarly in Lower Liassic specimens of *Ichthyosaurus* but are not known in *Stenopterygius*.

The assignment of the specimen to *Stenopterygius hauffianus*, as originally proposed by v. HUENE (1922) must be rejected because of the above general and the following more specific differences: both the dentary and the premaxilla are quite robust bones throughout their entire length, their tips are not particularly slender or low, the teeth in the tips of the jaws are not remarkably diminished in size and are far bigger than one half the size of the more posterior dentary or upper jaw teeth, the orbital ratio as defined by GODEFROIT (1994) is less than 0.37 (0.36), the maxillary tooth count is 26, which is far in excess of any known specimen of *S. hauffianus*. It appears therefore highly probable that SMNS 13111 is a representative of the genus *Ichthyosaurus* DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821.

Other valid ichthyosaur genera known from the Lias of Europe are *Leptonectes* Mc Gowan, 1996, *Excalibosaurus* Mc Gowan, 1986, *Eurhinosaurus* Abel, 1909, constituting the family Leptonectidae (fam. nov. in Maisch, in press a), and *Temnodontosaurus* Lydekker, 1889 of the family Temnodontosauridae Mc Gowan, 1974. All these genera are so considerably different from SMNS 13111 as to totally exclude any possibility of identification. All leptonectids are characterized by their extremely long and slender snouts, their extremely shortened postorbital skull segment, very small temporal fenestrae and their absolutely very large round orbits, amongst other features. SMNS 13111 is obviously very different from these animals.

Temnodontosaurus is still a rather heterogeneous assemblage. The typical forms – as exemplified by *T. platyodon* and *T. trigonodon* – are characterized by their relatively small orbits, their long and very robust snouts, extremely robust lower jaws, very long postorbital skull segment and bi- to quadricarinate teeth in adult individuals, amongst other features. The aberrant *Temnodontosaurus eurycephalus* is even more different from SMNS 13111 because of its extremely high and strongly built snout with very few strong and large teeth, which is unparalleled in other ichthyosaurs. It is therefore obvious that SMNS 13111 can, amongst Liassic ichthyosaurs, only be referred to *Ichthyosaurus*.

Four species of *Ichthyosaurus* are currently recognized. Two of these, the Triassic *I. janiceps* Mc Gowan, 1996 and the Lower Liassic *I. breviceps* Owen, 1881 are readily distinguishable from SMNS 13111 because of their much higher and more robust snouts which give the entire skull an almost triangular outline in lateral view. *I. breviceps* is furthermore distinguished by its few maxillary teeth (never exceeding 15 to my knowledge). The number of maxillary teeth is not known in *I. janiceps*, but Mc Gowan's (1996) figures show 5 still in place and it is hardly imaginable from the size of these and the length of the entire maxilla that more than 15 teeth were originally present in the type and only known specimen of that species. *I. conybeari* has a higher maxillary tooth count than the other species, the number of maxillary teeth exceeding 18, but it differs from SMNS 13111 considerably in its very slender, tenuirostrine snout with longer premaxillary segment and smaller internal sclerotic ring diameter. SMNS 13111 is within the range of *Ichthyosaurus communis* as given by Mc Gowan (1974a) considering all important skull proportions, but differs considerably from that species by its very high maxillary tooth count of 26, the maximum recorded in *I. communis* being 18. It is also different from this – and probably the other, inadequately described, species – in the very short and reduced quadratojugal that reaches just downwards to half orbital height, the shape of the long and slender, relatively gently sculptured teeth and – possibly – the extremely long processus suborbitalis of the maxilla that reaches to mid-orbital length (but see Conybeare 1822). Bearing these differences in mind and considering the exact resemblances between SMNS 13111 and the type-skull of *Ichthyosaurus intermedius* Conybeare, 1822, it appears justified not only to reestablish that species, which was sunk into *Ichthyosaurus communis* by Mc Gowan (1974a) without a precise discussion of the dental and cranial characters of the two species, but also to refer SMNS 13111 to that taxon. Appleby (1979) equally argued – along a different line of reasoning – for the retention of *Ichthyosaurus intermedius*. Should the specimen ever prove to come from the Toarcian of Whitby, it would be the most geologically recent representative of the family Ichthyosauridae, and it would then possible represent a distinct species. Yet, because information on the provenance of the specimen is so scanty, as discussed above, I prefer to take a conservative course and assume that the Upper Liassic age has been mistakenly assigned to it.

Acknowledgements

I greatly acknowledge the friendliness of Dr. Rupert Wild, Stuttgart who made the entire ichthyosaur collection of the SMNS accessible for this study, as well as Dr. Olivier Rieppel, former director of the museum, who tolerated me for months dealing with the valuable specimens. Dr. Wild helped with literature – and much more. Dr. Ronald Böttcher was also very helpful due to his long ichthyosaurological experience and always had an open ear for discussion. Dipl. Geol. Rainer R. Schoch, Martin Rücklin, Andreas Matzke and Matthias Kröner (all Tübingen) and especially Dipl. Geol. Axel Hungerbühler (Bristol) contributed much to this study either directly or indirectly. Dr. Rupert Wild and Dr. Gert Bloos (Stuttgart) critically read earlier drafts of this manuscript. Andreas Matzke kindly took the photograph.

4. References

ANDREWS, C. W. (1910): A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Based on the Leeds Collection in the British Museum (Natural History), London. Part I. XXIV + 205 pp.; London (Trustees of the British Museum).

APPLEBY, R. M. (1956): The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. – Proc. zool. Soc. London, **126**: 403–447; London.

– (1961): On the cranial morphology of ichthyosaurs. – Proc. zool. Soc. London, **137**: 333–370; London.

– (1979): The affinities of Liassic and later ichthyosaurs. – Palaeontology, **22**: 921–946; London.

BENTON, M. J. & TAYLOR, M. A. (1984): Marine reptiles from the Upper Liassic (Lower Toarcian, Lower Jurassic) of the Yorkshire Coast. – Proc. Yorkshire geol. Soc., **44**: 399–429; York.

CONYBEARE, W. D. (1822): Additional notes on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*. – Trans. geol. Soc. London, (1), **2**: 103–123; London.

FRAAS, E. (1891): Die Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen. 81 pp., Tübingen (Laupp).

GILMORE, C. W. (1905): Osteology of *Baptanodon* MARSH. – Mem. Carnegie Mus., **2**: 77–129; Pittsburgh.

GODEFROIT, P. (1993): The skull of *Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881). – Revue Paléobiol., **7**: 67–84: Genève.

– (1994): Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgo-luxembourgeois. – Mém. Explic. Cartes Géol. Min. Belg., **39**: 1–98; Bruxelles.

HOME, E. (1819): Reasons for giving the name *Proteo-Saurus* to the fossil skeleton which has been described. – Phil. Trans. R. Soc. London, **109**: 212–216; London.

HUENE, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. – Monogr. Geol. Paläont., **1**: VI + 114 pp.; Berlin (Gebr. Borntraeger).

– (1926): Neue Ichthyosaurierfunde aus dem schwäbischen Lias. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd., B, **55**: 66–86; Stuttgart.

– (1931): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. – Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., **42**: 345–382; Frankfurt am Main. – [1931a]

– (1931): Neue Ichthyosaurier in Württemberg. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd., B, **65**: 305–320; Stuttgart. – [1931b]

– (1949): Das Hinterhaupt der Ichthyosaurier. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., Mh., **1949**: 215–221; Stuttgart.

– (1951): Ein neuer Fund von *Eurhinosaurus longirostris*. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **93**: 277–284; Stuttgart.

– (1952): Kurzer Überblick über die Ichthyosaurier des Schwäbischen Oberen Lias. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **107**: 51–59; Stuttgart.

LYDEKKER, R. (1889): Catalogue of the fossil reptiles and amphibians in the British Museum (Natural History). Part II. Containing the Orders Ichthyopterygia and Sauropterygia. 307 pp.; London (Trustees of the British Museum).

Maisch, M. W. (1997): A case against a diapsid origin of the Ichthyosauria. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **205**: 111–127; Stuttgart.

– (in press): A new ichthyosaur genus from the Posidonia Shale (Lower Toarcian, Jurassic) of Holzmaden, SW-Germany, with comments on the phylogeny of post-Triassic ichthyosaurs. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh.; Stuttgart. – [In press a]

– (in press): The temporal region of the Middle Jurassic ichthyosaur *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874 – further evidence for the non-diapsid cranial architecture of the Ichthyosauria. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh.; Stuttgart. – [In press b]

Maisch, M. W. & Hungerbühler, A. (1997): Revision of *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. Huene, 1931), a large ichthyosaur from the Lower Pliensbachian (Lower Jurassic) of Nürtingen, South Western Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **248**: 1–11; Stuttgart.

Mazin, J.-M. (1982): Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia, – Géobios, Mém. spec., **6**: 85–98; Lyon.

– (1988): La crâne d'*Ichthyosaurus tenuirostris* Conybeare, 1822 (Toarcien, La Caine, Normandie, France). – Bull. Soc. Linnéenne Normand., **112–113**: 121–132; Caen.

Mazin, J.-M., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Jaeger, J. J. & Helmcke-Ingavat, R. (1991): Preliminary description of *Thaisaurus chonglakmanii* n. g., n. sp., a new ichthyopterygian (Reptilia) from the Early Triassic of Thailand. – C. R. Acad. Sci. Paris, (II), **313**: 1207–1212; Paris.

Mc Gowan, C. (1972): Evolutionary trends in longipinnate ichthyosaurs with particular reference to the skull and forefin. – Life Sci. Occ. Pap. Roy. Ontario Mus., **20**: 1–8; Toronto.

– (1973): The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geology, **24**: 1–109; London.

– (1974): A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia: Ichthyosauria). – Life Sci. Contrib. Roy. Ontario Mus., **100**: 1–30; Toronto. – [1974a]

– (1974): A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: Ichthyosauria). – Life Sci. Contrib. Roy. Ontario Mus., **97**: 1–37; Toronto. – [1974b]

– (1976): The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. – Canad. J. Earth Sci., **13**: 668–683; Ottawa.

– (1978): Further evidence for the wide geographical distribution of ichthyosaur taxa. – J. Paleont., **52**: 1155-1162; Tulsa.

– (1979): A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. – Palaeontographica, A, **166**: 93–135; Stuttgart.

– (1996): A new and typically Jurassic ichthyosaur from the Upper Triassic of British Columbia. – Can. J. Earth Sci., **33**: 24–32; Ottawa.

Owen, R. (1881): A Monograph of the Fossil Reptilia of the Liassic Formations. Part III: Order Ichthyopterygia. – Monogr. Palaeontographical Soc., **35**: 83–143; London.

Sander, P. M. (1989): The large ichthyosaur *Cymbospondylus buchseri* sp. nov. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with a survey of the genus in Europe. – J. Vertebr. Paleont., **9**: 163–173; Lawrence.

Sollas, W. J. (1916): The skull of *Ichthyosaurus*, studied in serial sections. – Phil. Trans. R. Soc., B, **208**: 63–126; London.

Theodori, C. v. (1854): Beschreibung des kolossalen *Ichthyosaurus trigonodon* in der Lokal-Petrefaktensammlung zu Banz, nebst synoptischer Darstellung der übrigen *Ichthyosaurus*-Arten in derselben. XIV + 81 pp.; München.

Author's address:

Dipl.-Geol. M. W. Maisch, Institut und Museum für Geologie, Sigwertstr. 10, D-72076 Tübingen.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

HECKMAN
BINDERY INC.
SEPT 99
Bound-To-Please® N. MANCHESTER

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5700